Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 1—16.

23. Die Mandibularhöhle der Selachier.

Ich beginne mit der Darstellung der Mesodermbildung des Vorderkopfes von

a. *Torpedo marmorata.*

Schon in der 15. Studie hatte ich darauf hingewiesen, dass die Bildung von Urwirbeln bis in die Gegend der späteren Mandibularhöhle vor sich geht; in der 18. Studie habe ich von Neuem darüber gesprochen und auf die Fehler hingewiesen, die ich in der 15. Studie gemacht hatte, deren Correctur aber schon vor mir von KILLIAN und SEVERTZOW vorgenommen war; in der Hauptsache, der multiplen Somitenbildung, konnte ich aber meine früheren Angaben bestätigen und durch neue Abbildungen bekräftigen. Die Fehler bestanden im Wesentlichen darin, dass ich Theile der vordersten Seitenplatten als Urwirbel angesehen und mit den erst später gesondert zur Anlage kommenden Elementen der sog. Prämandibularhöhle verwechselt hatte.

Jetzt habe ich nun die Aufgabe, die Verhältnisse der Somitenbildung sowohl, wie die der Seitenplatten im Einzelnen zu beschreiben. — Diese Aufgabe ist nicht leicht, weil es sich dabei um Bildungen handelt, die offenbar in besonders ausgeprägtem Maße mit den allen phylogenetischen Problemen zukommenden Schwierigkeiten zu kämpfen haben: den Tendenzen der Recapitulation primitiver Structuren und der dagegen gebildeten Tendenz, diese Ursprünglichkeit schon bei ihrem Entstehen zu durchkreuzen und den definitiven Bildungen des fertigen Selachiers die Wege zu ebnen. Sind

auch diese Einflüsse allüberall in der Ontogenese zu constatiren, so machen sie sich doch da am stärksten geltend, wo die Umgestaltung am stärksten gewaltet hat — und das ist, wie wir vorher bemerkten, wohl am Vorderkopf der Fall gewesen.

Wir müssen desshalb von vorn herein darauf gefasst sein, die ursprünglichen Structuren nur noch in leisen Andeutungen zu gewahren, und mit Spuren ihrer Anwesenheit zufrieden sein; und während wir noch in der Occipitalregion den deutlichsten, z. Th. sogar typischen Urwirbeln begegneten, dürfen wir am Vorderkopf nur Ähnliches vermuthen und aus der Gestaltung der homodynamen Abschnitte des Mesoderms die Anzeichen entnehmen, dass auch hier einstmals Urwirbel bestanden, die aber durch entgegenstehende Einflüsse schon in statu nascenti auf andere Configurationen übergeleitet werden.

Dass hierfür aber eine große Wahrscheinlichkeit bestehe, und dass eine beträchtliche Anzahl solcher Urwirbel auch im Vorderkopfe bis in die Region der Mandibularhöhlenwandung und noch darüber hinaus in die der Prämandibularhöhle de facto bestanden habe, darauf lässt gerade *Torpedo marmorata* besser und sicherer, als alle anderen zu meiner Kenntnis gekommenen Selachier-Embryonen schließen — und darum stelle ich die Beschreibung dieser Befunde an den Anfang meiner vergleichenden Darstellung.

Ich habe zunächst auf das in der 18. Studie pag. 43 über die verhältnismäßige Seltenheit junger Stadien von *T. marmorata* Gesagte zu verweisen. Gerade bei Feststellung des thatsächlichen Befundes solcher ihrer Natur nach schwankenden Zustände macht sich der Mangel eines reichlichen Vergleichungsmaterials besonders geltend: was vielleicht während einer gewissen Stunde des Embryonallebens noch deutlich erhalten ist, kann in der nächsten Stunde schon so verblichen und verwischt sein, dass es dem nicht eingeweihten Auge überhaupt nicht diagnosticirbar wird; um aber eine Vollständigkeit zu erlangen, welche stündliche Veränderungen der Entwicklungsvorgänge aufweist, braucht man Dutzende von Embryonen des anscheinend gleichen Stadiums; und Selachier-Embryonen kann man nicht eben so wie Hühnchen-, Amphibien- oder auch Teleostier- und *Ammocoetes*-Embryonen durch künstliche Befruchtung nach Belieben in jedem erforderlichen Stadium beschaffen.

Zur annähernden Feststellung der Vorderkopfsomite bedarf es hauptsächlich sagittaler Schnittreihen; Quer- und Horizontalschnitte fallen wegen der früh beginnenden ventralen Beugung des

Vorderendes in der einen oder andern Weise schräg aus und können nur unter besonderen Cautelen verwendet werden.

Embryo XXXIII 279, von 1,5 mm Länge (Taf. 1 Fig. 3 u. 4), zeigt schon Spuren einer bis an die äußerste Spitze des Kopfes vordringenden Metamerisation, worüber indess erst in der nächsten Studie bei Darstellung der Entwicklung der Prämandibular-Zellmasse Näheres beigebracht werden wird. Die Chorda ist bereits vom Entoderm frei geworden bis zu einer Stelle, welche im Querschnitt etwa die Hälfte der Entfernung vom vorderen Körperende bis zur Umschlagstelle des Ectoderms auf den Dotter bildet: dort verläuft sie in die dorsale Entodermwandung und bleibt mit derselben verbunden, resp. gelingt es ihr erst in späteren Stadien, sich auch am vorderen Ende ganz aus dem Entoderm frei zu machen — worüber indess gleichfalls erst in der nächsten Studie im Zusammenhange berichtet werden wird. Neben ihr liegen die Spuren der Vorderkopfsomite, welche, vor den Occipitalsomiten beginnend, jene unregelmäßige Configuration zeigen, die es zu keiner Isolirung oder Individualisirung mehr kommen lässt. Ich habe in der 18. Studie wahrscheinlich zu machen gesucht, dass diese Unregelmäßigkeit auf einer Hemmung beginnender Furchenbildung zwischen den einzelnen, aus den Mesodermplatten hervorgehen sollenden Urwirbeln beruht: wir sahen, wie diese Hemmungen auch schon bei den großen Occipitalsomiten zur Beobachtung kamen und zur Folge hatten, dass letztere, besonders bei den Squaliden, so groß ausfielen, während bei *Torpedo* aus der homodynamen Strecke der Mesodermplatten eine größere Anzahl von distincten aber kleineren Urwirbeln hervorgeht, als die entsprechenden der Squaliden, zumal von *Mustelus*, *Heptanchus* und, — nach Braus' Darstellung — *Spinax*[1]. Wie aber die den kleineren Occipitalurwirbeln von *Torpedo* entsprechenden Bildungen bei den Squaliden aller Wahrscheinlichkeit nach unterdrückt, und die auf sie gerichtete Furchenbildung innerhalb der Mesodermplatten nicht mehr angelegt wird oder wenigstens nicht mehr zur Vollendung kommt, so werden auch bei *Torpedo* die weiter nach vorn liegenden Urwirbelbildungen gehemmt; die auf sie gerichteten Furchenbildungen, deren Dasein wohl kaum bezweifelt werden kann, verlaufen sehr unregelmäßig, und kein einziger Urwirbel gelangt zu einer so weit gediehenen Ausbildung, dass man

[1] Ich kann noch hinzufügen, dass die allergrößten Occipitalurwirbel sich bei *Galeus canis* vorfinden.

1*

auf ihn, als auf einen unzweifelhaften Beweis exemplificiren könnte. Wer also, wie seiner Zeit Rabl, die Existenz von Urwirbeln nur da anerkennen will, wo sie mit all den Attributen der Rumpfurwirbel ausgestattet auftreten, der wird es nicht schwer finden, auch die Reste, die bei *T. marmorata* vorhanden sind, anzuzweifeln: glücklicherweise giebt es aber noch andere Motive, die einstmals vorhanden gewesene Gliederung auch des Vorderkopfes in eine beträchtliche Anzahl von Metameren anzunehmen, so dass die Rigorosität jener Rabl'schen Postulate hinfällig wird und ihrerseits stärker ins Gedränge kommt, als die auf eine Anzahl sehr bündiger Argumente gestützte Annahme, dass eine beträchtliche Zahl ursprünglich homodynamer Urwirbel auch dem Vorderkopf zukam. Das werden wir im weiteren Verlaufe dieser Darstellung erfahren.

Um diese Argumente aber zu verstehen und ihre Tragweite richtig abzuschätzen, ist es wichtig, gleich von vorn herein auf gewisse topographische Verhältnisse des Embryos in diesen Anfangsstadien hinzuweisen.

Zunächst muss man daran festhalten, dass die Medullarplatten als Verdickungen des dorsalen Ectoderms entstehen und von vorn bis hinten in gerader Richtung verlaufen. Eine Abbildung dieses Zustandes giebt Taf. 1 Fig. 5. Vorn sind die beiden Wülste der Medullarplatten am stärksten und divergiren bereits, weil das gezeichnete Stadium schon etwas älter ist. Bei jüngeren Embryonen liegen auch die vorderen Theile als sogenannte Kopfplatten in derselben Fläche, wie die hinteren Medullarwülste und bilden nach außen, d. h. dorsal, gewölbte Verbreiterungen — ein Umstand, dessen phylogenetische Bedeutung wohl noch mal zur Geltung gebracht werden wird.

Das Entoderm geht als blinder Sack bis an das Vorderende des Körpers und wird dorsal von den Medullarwülsten, genauer den Kopfplatten, bedeckt, von denen das Ectoderm in abgerundetem Winkel umbiegend bis zum Dotter nach rückwärts läuft. In diesem Ectodermsack liegt der Entodermsack, welcher den Kopfdarm bildet und anfänglich sowohl dorsal, als auch frontal an die Ectodermwandung anstößt (Taf. 1 Fig. 1—4). Ventral, d. h. also auf der Strecke, die von dem Frontalende des äußeren Ectodermsackes bis zum Dotter reicht, schmiegt sich das Entoderm nur an der vordersten Partie dem Ectodermsack so dicht an, dass es zur Berührung, ja, wie wir später sehen werden, an einzelnen Theilen zur Verschmelzung beider Zellschichten kommt (Taf. 1 Fig. 2 u. 7). Die

dorsale Nachbarschaft zwischen Ectoderm und Entoderm ist aber von Anfang an durch das Zwischenschieben der Chorda, welche aus der Entodermwand sich herauslöst, beschränkt: aus den Seitentheilen des Entoderms lösen sich die Mesodermplatten ab, und am frontalen blinden Ende des Entoderms schiebt sich eine aus dem Entoderm entstehende, etwas lockere Zellwucherung zwischen Entoderm und Ectoderm, bleibt aber im Gegensatz zu den seitlichen Mesodermplatten längere Zeit in Zellverbindung mit dem blinden Ende des Entoderms, so dass man kaum mit Bestimmtheit sagen kann: hier hört das Entoderm auf, hier fängt das Mesoderm an. (Näheres über diese Verhältnisse in der folgenden Studie.)

Bei einem Embryo von 1—$1^1/_2$ mm Länge ist es leicht, sich über die topographische Bedeutung dieser eben beschriebenen Bildungen ins Klare zu bringen: die medullaren Wülste bilden die dorsalen Theile, die von ihnen ausgehende Ectodermwandung, welche das abgerundete Vorderende formt, ist frontal, und wo sie nach rückwärts umbiegt, fängt die ventrale Region an. So selbstverständlich diese Auffassung der topographischen Verhältnisse des Embryos auch erscheinen mag, so unerlässlich ist es doch, sich ihrer da zu erinnern, wo es sich um einen bald eintretenden fundamentalen Vorgang der weiteren Entwicklung handelt: nämlich um den Vorgang der Hirn- oder Kopfbeuge.

Es fehlen mir nun leider für die lückenlose Beschreibung der Vorgänge, welche die Kopfbeuge bei *T. marmorata* einleiten, Stadien von $1^1/_2$—$2^1/_2$ mm Länge. Immerhin ermöglichen es mir eine Anzahl von Stadien von 2,8—3,5 mm Länge, welche ich, sagittal geschnitten, in meinen Vorräthen besitze, einige Angaben über diesen Process zu machen und ihn in einige seiner Componenten aufzulösen.

An erster Stelle ist die Rohrbildung der Medullarwülste zu nennen, die zwar bei den Kopfplatten anfängt, aber bei den Kopfplatten auch am längsten auf ihre Vollendung warten lässt, da an der Stelle des sogenannten vorderen Neuroporus der Verschluss des ganzen Rohres am spätesten eintritt. Ob das eine für uns verwerthbare phylogenetische Bedeutung habe oder nicht, mag später erörtert werden. Die Rohrbildung der Medullarplatten ist zweifellos einer der merkwürdigsten Vorgänge der ganzen embryonalen Entwicklung der Vertebraten, und die phylogenetisch zureichenden Erklärungsgründe werden sich schwer berechnen lassen. An dieser Stelle soll dazu auch nicht der leiseste Versuch gemacht werden: begnügen

wir uns hier mit dem Factum und suchen wir es, so weit wie möglich, in seinen einzelnen Phasen an andern Arten der Selachier festzustellen, bei denen es leichter ist, ununterbrochene Entwicklungsserien zu gewinnen.

Mit der Rohrbildung gleichzeitig vollzieht sich eine langsame Beugung des vorderen Theils der Medullarplatten. Während die Seitentheile, also hier besonders die Kopfplatten, sich seitlich aufrichten, mit ihren Außenrändern sich dorsal nähern und allmählich zum Verschluss des Rohres gelangen, beugt sich die Grund- oder Bodenplatte, welche die beiden seitlichen Medullarwülste in der Mittellinie verbindet, langsam ventralwärts, in sanfter Rundung anfänglich und ohne irgend welche Knickung (Taf. 1 Fig. 7—9 *Sa*). Blieben die andern Theile des Vorderkopfes, also der vordere sackförmige Abschnitt des Entoderms und die von seinen dorsalen Seitentheilen und von der frontalen Kuppe ausgehende Mesodermwucherung, auf ihrem Entwicklungszustande stehen, so würde die Folge ein Zusammendrücken des Mesoderms besonders in der Mittelebene und den ihr benachbarten Abschnitten sein, während die Seitentheile sich nach wie vor ausdehnen könnten. Aber während sich die Medullarwülste ausdehnen und zugleich ventralwärts krümmen, nimmt auch das Entoderm an Umfang zu, und die Mesodermwucherungen wachsen. Die Folge dieser einander entgegengerichteten Wachsthumsprocesse ist erstens eine Erhebung des gesammten Embryos und damit auch seines Vordertheils über den Dotter, zweitens eine Verbreiterung des Entodermsackes, drittens eine Zusammenpressung der mittleren Partien der Mesodermwucherungen. Die Chorda dorsalis sondert sich gleichfalls an ihrem vorderen Ende etwas weiter aus der Wandung des Entoderms heraus, besonders in Folge der Ausbildung des Sinus cephalicus (Fig. 8—10 *Sin. ceph.*) — aber an dem vorderen Theil des Entoderms bleibt sie mit dessen Wandung noch lange verschmolzen, und eben so bleibt die Mesodermwucherung der ganzen Entodermkuppe und der vorderen Seitentheile derselben mit dem eigentlichen Entoderm-Epithel verbunden, so dass man hier keine bestimmte Grenze zwischen den Elementen dieser drei Organanlagen nachweisen kann. Dieser Umstand ist, wie wir in der nächsten Studie sehen werden, von großer Tragweite.

Gar keine Änderung in ihrer Lage erfahren anfänglich die frontale Partie des Ectoderms und die von ihrer Umbiegung gegen den Dotter zurücklaufende ventrale. Auch nimmt die Entfernung des frontalen Endes von der Umbiegungsstelle des Ectoderms auf den

Dotter, trotz des sonstigen Wachsthums des ganzen Embryos um ca. 1 mm, nicht zu — woraus zu folgern ist, dass die materielle Ausdehnung auch des Vorderkopfes zunächst wesentlich in Höhe und Breite geschieht.

Eine Eigenthümlichkeit des Vorderkopfes muss aber schon jetzt hervorgehoben werden: es findet nämlich zwischen der ventralen Wandung des vordersten Entodermendes und dem ventralen Ectoderm an verschiedenen Stellen Berührung statt, welche beinahe als Verschmelzung der Zellen beider Wandungen anzusehen ist (Taf. 1 Fig. 2 u. 7). Solcher Berührungs- oder Verschmelzungsstellen finden sich mehrere auf beiden Seiten der sagittalen Mittelebene und — was besonders bemerkenswerth ist, — auch auf dem vordersten Abschnitte, an dem die Grenze zwischen Entodermwandung und daraus hervorgegangener Mesodermwucherung kaum bestimmt werden kann. Diese Berührungen geschehen schon bei Embryonen von $1^1/_2$ mm Länge, werden aber später noch wesentlich deutlicher. Sie finden sich indessen nicht in regelmäßiger Zahl oder immer an derselben Stelle, auch sind sie mehrfach gerade in der Medianebene vorhanden. Mitunter scheinen sie durch Wucherung des Ectoderms, mitunter durch die Zellen des Entoderms hervorgerufen zu sein: durch einfachen auf die beiden Membranen ausgeübten Druck scheinen sie darum nicht verursacht zu werden, weil sie immer nur an einzelnen Stellen und nicht auf dem ganzen Umfange der an einander stoßenden Zellschichten vorkommen. Am besten sieht man sie auf Querschnitten, aber auch Sagittalschnitte bringen sie ausgiebig zur Anschauung. Ihre phylogenetische Bedeutung, und ob eine solche überhaupt anzunehmen, lasse ich einstweilen unerörtert.

Die Krümmung der dorsalen Theile, bei zunächst noch unverändert bleibender Richtung und Composition der ventralen, hat zur Folge, wenn es sich hier nur um eine Folge und nicht zugleich um selbständige allseitige Betheiligung aller Organanlagen an gemeinsamen Evolutionen handelt — dass der Innenraum des Vorderkopfes eine Einschränkung erfährt, von der besonders die weitere Entfaltung des Mesoderms betroffen wird. Die starke Zellenvermehrung der Medullarplatte bei gleichzeitiger sanfter Beugung der Kopfplatten ventralwärts und Aufrichtung ihrer Seitentheile dorsalwärts, wobei natürlich die an ihrem Rande in sie übergehende Ectodermwandung mit aufgerichtet wird, beschränkt die Seitentheile im Raum; eben so aber beschränkt die zunehmende Ausdehnung des Entodermlumens, also des Innenraumes des blinden Vorderdarmes,

diesen Raum zwischen dorsaler Wandung des Entoderms und Medullarbodenplatte: so können also die Mesodermgebilde, welche sich hier, wie wir zunächst annehmen wollen, eben so entfalten sollten, wie im Hinterkopf und im Rumpf, zu einer ungehinderten Entfaltung nicht gelangen. Welcher Art diese Mesodermgebilde waren, ehe sie in solche Bedrängnis versetzt wurden, können wir freilich nur vermuthen — aber wenn wir unsere Vermuthungen auf die Beobachtungen der thatsächlichen Verhältnisse, wie wir sie bei den verschiedenen Selachier-Embryonen finden, stützen, wenn wir damit vergleichen, welche Beziehungen zwischen diesen anfänglichen Anlagen des Vorderkopfmesoderms und seiner gradatim erfolgenden Umgestaltung obwalten, welche Einflüsse die räumlichen Veränderungen hierauf haben, und welche Beziehungen die peripherischen Nerven, das Centralnervensystem, die Blutgefäße und die ganze merkwürdige Gestaltung des Mundes und der Kiemenspalten zu diesen Umgestaltungen erlangen, so können wir doch sehr wahrscheinlich machen, dass die ursprünglichen Verhältnisse des Mesoderms am Vorderkopf wenig von denen abwichen, die wir am Hinterkopf und am Rumpf als Grundlage der heute dort bestehenden Zustände anzusehen haben. Solche freilich nur relativ ursprünglichen Verhältnisse bestehen aber in dem Vorhandensein dorsal gelegener Urwirbelabschnitte und ventraler Seitenplatten, wobei wir zunächst völlig davon absehen wollen, ob etwa in früheren Stadien auch noch Excretionsorgane nach Art derer in den Rumpfmetameren vorhanden waren, und ob auch an diesen vordersten Metameren die jetzt bei den Rumpfmetameren thatsächlich bestehende Vertheilung der muskelbildenden Abschnitte, der skelett- und cutisbildenden — kurz das ganze Inventar eines Rumpfmetamers in identischer Art und Weise vorhanden war. Darüber mögen spätere Erörterungen einiges Licht verbreiten.

Bestanden aber Mesodermverhältnisse, wie wir sie am Hinterkopf, ja selbst an den hinteren Abschnitten des Vorderkopfes noch heute erkennen, auch an den vorderen Abschnitten desselben, so ist es nicht schwer zu verstehen, wie sie die Anordnung erlangen mussten, die wir thatsächlich, z. B. auch an den Embryonen von *T. marmorata*, finden. Vom Rücken her durch das Medullarrohr bedrängt, vorn durch die stets zunehmende Hirnkrümmung, die schließlich eine vollkommene Kopfbeuge wird, an weiterer Ausdehnung geradezu gehindert, von innen aus durch die spätere Kiemensack- und Kiemenspaltenbildung zusammengeschoben, blieb den Me-

sodermbildungen nur eine Möglichkeit weiterer Entfaltung: sie mussten sich statt vor einander, wie die Rumpfmetameren, vielmehr über einander lagern; theils, wie die Occipitalsomite es bereits gethan, an Größe abnehmen, theils durch Aufhebung ihrer Zwischenwände mit einander verschmelzen, theils die Lagenverschiebung bis zu dem Grade ausdehnen, dass man nicht mehr sicher unterscheiden kann, welche Abschnitte des Vorderkopfmesoderms dorsal, welche ventral waren, oder mit andern Worten, was Myotom, was Seitenplatten darstellt.

Wer die Gestaltung des Mesodermabschnittes, aus dem die spätere Mandibularhöhle hervorgeht, bei Embroynen von 1—3 mm Länge aufmerksam verfolgt, der wird in den eben dargelegten Betrachtungen vielleicht einen Schlüssel zu den beträchtlichen Abweichungen finden, die sich hier, verglichen mit der Mesodermbildung des Hinterkopfes, einstellen.

Anfänglich liegen die Mesodermplatten direct unter den Medullarwülsten und den Kopfplatten; ihre seitliche Ausdehnung geht in verhältnismäßig lockerer, fast möchte ich, mit einem technisch-militärischen Ausdruck, sagen: in aufgelöster Ordnung vor sich, nur an ihrer inneren, der sagittalen Mittellinie nächst gelegenen Partie erkennt man noch Reste von Anordnung urwirbelartiger Natur, die aber nur hier und da auf eine bestanden habende Individualisation von Urwirbeln schließen lässt (ausführlicher wird dies in der Studie über die Prämandibularhöhle dargelegt werden). Das Zellmaterial der zugehörigen Seitenplatten lässt natürlich von vorn herein keine Metamerisation erkennen, und je mehr die urwirbelartige Partie dorso-ventral comprimirt wird, um so weniger ist es möglich ihren Übergang in die Seitenplattenbezirke abzugrenzen. Die Urwirbelhöhlen sind durchgehends auf ganz schmale, kaum wahrnehmbare, seitlich in die Länge gezogene Spalten reducirt, ihre dorsalen und ventralen Wandungen zeigen durch Druck schräg gerichtete Zellen, die eigentliche viscerale Lamelle, also diejenige, welche bei den Hinterkopf- und Rumpfmetameren die Muskelfasern producirt, besteht oft nur aus einer oder zwei Zellen, und es ist nicht schwer zu verstehen, dass diese viscerale Lamelle durch Druck umgebogen und in die dorsale und ventrale Urwirbelwandung übergegangen ist — wodurch es denn auch weniger auffallend wird, wenn man annimmt, dass diese beiden Lamellen sich an der später geschehenden Muskelfaserbildung der Augenmuskeln betheiligen, was in der nächsten Studie näher erörtert werden wird.

Aber nicht nur zusammengedrängt wird die gesammte Zellmasse, welche ursprünglich eine seriale Anordnung als Metameren resp. Urwirbel und Seitenplatten des Vorderkopfes darstellen sollte, sondern sie folgt auch bis zu gewissem Grade der allmählich stärker werdenden Hirnkrümmung, und ihr dorsaler Rand krümmt sich, so weit er unter der Bodenplatte des Medullarrohres liegt, genau wie dieses. Da aber diese Krümmung zuerst nur die dorsalen Theile des Vorderkopfes betrifft und von der ventralen Fläche nicht mitgemacht wird, so verschieben sich auch durch diese topographischen Veränderungen die Elemente der Mesodermsegmente und erhalten eine anscheinend radiäre Gestaltung, deren Mittelpunkt in den ventralen Abschnitten der Seitenplatten der späteren Mandibularhöhle zu suchen ist. Zu beachten bleibt aber wohl, dass durch diese Bogenkrümmung die vorderen dorsalen Theile, also die den Urwirbeln entsprechenden Abschnitte, den ursprünglich in gerader Linie liegen bleibenden ventralen Abschnitten genähert werden, so dass die zwischen ihnen sich findenden Theile der Seitenplatten eine Verkürzung erfahren. So geschieht es, dass diese Theile mitunter — auch bei *T. marmorata* — wie abgerundete Urwirbel erscheinen, was mich im Jahre 1890 dazu verleitete, in ihnen die Anfänge der Prämandibularhöhle zu erblicken, ein Irrthum, den Killian und Severtzow aufdeckten. Immerhin ist es nicht sicher, wie weit nun wiederum diese beiden Beobachter geirrt haben, wenn sie die vordersten, fast auf der ventralen Seite liegenden Abschnitte der Mandibularhöhle als Theile der Seitenplatten in Anspruch nahmen: das Zusammenschieben dorsaler und ventraler Mesodermabschnitte erreicht hier einen Grad, der es sehr zweifelhaft erscheinen lässt, ob man es mit einem ursprünglichen Urwirbel oder einem Stück der Seitenplatten zu thun hat. Orientirende Dienste leistet bei diesen Feststellungen aber fortdauernd die anfänglich in unveränderter Richtung beharrende ventrale Ectodermwandung des Vorderkopfes und bezeugt, dass das ihr zunächst anliegende, mit ihr parallel verlaufende Stück der Seitenplatten gleichfalls ventrale Bedeutung hat; wie weit also auch die Annäherung der dorsalen Abschnitte gehen mag, immer stößt sie auf ventrale Theile; und wenn diese auch mit ihnen verschmelzen, oder keine Grenze zwischen ihnen nachzuweisen ist, ihre ursprünglich ventrale Herkunft und topographisch-morphologische Bedeutung bleibt außer Frage. Und das wird sich weiterhin als bedeutungsvoll ergeben.

Die dorsalen Seitentheile dieser vorderen Mesodermabschnitte,

welche sich anfänglich unter dem Dach der Kopflappen ausbreiten, werden nun aber auch von den topographischen Umgestaltungen erfasst, sobald die Kopflappen anfangen, sich an ihren Rändern dorsalwärts aufzurichten und dabei die seitliche Ectodermwandung mit sich nehmen. Je höher diese Aufrichtung wird, um so spitzer wird der Winkel zwischen den Kopfplatten und der Ectodermwandung, um so schmaler also der Raum zwischen beiden. Die seitlichen Theile des hier befindlichen Mesoderms werden also gleichfalls comprimirt und zugleich dorsalwärts in die Höhe geführt, so dass sie auf dem Querschnitt wie Flügel erscheinen, die dem neben der Mittellinie befindlichen Körper der späteren Mandibularhöhle angesetzt sind. Wie ich schon vorher aus einander setzte, ist möglicherweise ein kleines Stück der eigentlichen visceralen Wandung der Urwirbel dieser Region durch dorso-ventrales Zusammenpressen auf die dorsale Wandung derselben übergegangen und wird durch diese weitere Lagenveränderung zwischen Kopflappen und Ectodermwandung sogar dorsalwärts höher dislocirt als alle übrigen Theile des Vorderkopfmesoderms. In den sich daran schließenden Elementen der Seitenplatten ist es nicht schwer, die Anfangselemente des späteren M. obliquus superior zu erkennen.

Aber noch einen andern auf die Configuration der Mandibularhöhlen-Elemente dislocirend und umgestaltend wirkenden Vorgang habe ich darzustellen. Er geht vom Entoderm aus.

Das Entoderm des Kopftheils ist, wie wir wissen, ein einfacher Blindsack, aus dessen dorsaler Wandung in der Mittellinie sich die Chorda differenzirt, während aus den seitlich davon gelegenen Partien die Mesodermmassen sich ablösen und als zwei verschieden dicke Membranen zwischen Entoderm und Ectoderm ventralwärts wachsen. Während der dorsale Theil dieser Mesodermmasse sich in Urwirbel segmentirt, welche mehr oder weniger deutlich von einander geschieden sind, — vgl. 18. Studie pag. 44 ff. — ist die seitliche Ausbreitung dieser beiden Mesodermplatten nicht segmentirt, sondern scheinbar unregelmäßig gelagert, und ihre Zellen sind mit einander bald so, bald so verbunden. Am äußersten ventral gelegenen Rande ihrer Ausbreitung gehen beide Lamellen jeder Seite in einander über, lassen aber die ventrale Entodermwandung völlig frei. Erst beträchtlich später erreicht ihr Wachsthum auch auf der ventralen Seite die Mittelebene, sie stoßen dann mit den geschlossenen Falten an einander, und die Lamellen beider Seiten verbinden sich

zu je einer das ganze Entoderm umhüllenden visceralen und einer außen von dieser liegenden parietalen Lamelle. Das sind bekannte Dinge, die ich aber erwähnen musste, um die nachfolgenden Processe in das richtige Licht zu rücken.

Das blinde Ende des Entoderms verschmälert sich, bleibt aber, wie wir gesehen haben, in ununterbrochenem Zusammenhange mit dem von ihm ausgehenden Mesoderm. Über die weitere Entwicklung dieser äußersten Spitze des Ento- und Mesoderms wird in der nächsten Studie berichtet werden. Hier will ich mich nur mit dem Theile des Entoderms beschäftigen, der von der Umbiegung auf den Dottersack nach vorn verläuft — also dem späteren eigentlichen Kiementheil.

Anfänglich ist es überall gleich weit, und besonders seine seitlichen Wandungen laufen einander und dem Ectoderm parallel, zwischen ihnen nur die beiden Mesodermlamellen. Allmählich aber macht sich eine Veränderung bemerkbar. Unmittelbar hinter der sich verengernden Kuppe des Entoderms und in noch stärkerem Maße etwas weiter nach hinten schwillt das Lumen des Entoderms langsam an und treibt die Seitenwandung in leichter Wölbung gegen das Ectoderm. Die vordere Anschwellung richtet sich etwas schräg, so dass ihre größte Breite dorsal- und frontalwärts liegt, während die hintere, ausgedehntere sich mehr auf die Seitentheile ausbreitet, welche in leichter Wölbung gegen das Ectoderm sich richten, wie auf Horizontalschnitten zu erkennen ist. Das Ectoderm seinerseits folgt diesen Ausbuchtungen des Entoderms nicht. Die Folge dieser ungleichen Ausdehnung von Ento- und Ectoderm ist, dass der Raum zwischen beiden seitlich eingeengt wird. Davon wiederum leitet sich die Folge ab, dass die beiden, dazwischen liegenden Mesodermplatten zunächst zusammengedrückt werden. Man sieht deutlich, wie auf der höchsten Kuppe, besonders der hinteren Vorwölbung des Entoderms, die beiden Lamellen des Mesoderms erst zu einer einzigen verschmelzen, wie sie aber dann ganz und gar aus einander weichen und dem vordringenden Entodermsack Platz machen. Ob bei diesem Auseinanderdrängen der beiden Mesodermlamellen einige der sie zusammensetzenden Zellen, so weit sie zwischen den sich nähernden und sich schließlich berührenden Ento- und Ectodermwandungen liegen, vernichtet werden, oder ob sie alle, seitlich wie dorsal und ventral ausweichend, bei Seite geschoben werden, kann ich nicht entscheiden: es könnte sein, dass einige Zellen zu Grunde gehen. Sicher aber ist, dass die Mehrzahl bei Seite geschoben wird,

und dass je größer die Ausdehnung der Entodermvorwölbung wird, um so mehr sie sich in dieser Richtung bemerklich macht.

Die vordere Ausstülpung des Entoderms bewirkt nun, dass die seitlich davon liegenden Mesodermabschnitte theils nach hinten, in den Zwischenraum zwischen beiden Ausstülpungen, theils nach vorn verdrängt werden — dass also die bereits durch die Umbiegung der Medullarplatten resp. des späteren Medullarrohres hierher zusammengeschobenen Partien des Mesoderms noch mehr zusammengedrängt und in einander geschoben werden. So wird also durch Einflüsse von allen Seiten in der That dazu beigetragen, dass die ursprünglich wahrscheinlich ganz nach Analogie der übrigen Körperregionen angeordnete Configuration des dorsalen und ventralen resp. seitlichen Mesoderms in solcher Weise gestört und verändert wird, dass man die größte Mühe hat, aus diesem Wirrwarr die ursprüngliche Lagerung wieder herauszukennen.

All die bisher beschriebenen Zustände der vorderen Mesodermpartien, aus denen die spätere Mandibularhöhle sich bildet, beziehen sich indess nur auf solche Embryonalstadien, bei denen die Hirnbeuge noch nicht zu einer Beeinflussung der Lagerung der ursprünglich gerade gerichteten ventralen Ectodermwandung des Vorderkopfes geführt hat (Taf. 1 Fig. 6 u. 7). Sobald aber, bei im Übrigen weiter fortschreitendem Wachsthum aller einzelnen Theile, die Hirnbeuge auch zur Kopfbeuge wird, und dadurch eine Knickung auch des ventralen Ectoderms sich vollzieht (Taf. 1 Fig. 8—10), werden die Verhältnisse noch complicirter und verlangen Umsicht und Plasticität der Vorstellungskraft, um allen weiteren Umgestaltungen zu folgen und sie sowohl richtig zu verstehen als auch übersichtlich darzustellen. Das will ich jetzt versuchen.

Gleichzeitig mit dem weiter schreitenden Verschluss der Medullarwülste in der dorsalen Mittellinie biegt ihre vorderste Partie ventralwärts immer mehr um, so dass es zuerst zu einer seitlich wahrnehmbaren geringen Knickung des Ectoderms kommt, welche hinter der vordersten, seitlich vorragenden Kuppe der Kopflappen angetroffen wird und sich auf Sagittalschnitten als eine kleine Furche kennzeichnet, der auf der Innenfläche des Ectoderms eine kleine zugespitzte Vorragung entspricht. Durch diese kleine Furche giebt sich die hintere und untere Grenze der später das Vorderhirn bildenden Partie der Kopflappen zu erkennen. Gegen die Mitte zu verstreicht diese Furche, so dass auf median geführten Sagittal-

schnitten die frontale Ectodermwand noch ziemlich geradlinig in die ventrale übergeht.

Aber der Process geht rasch weiter, wie man an der Bodenplatte des Medullarrohres am besten erkennt. Sie knickt sich am allerstärksten, während gleichzeitig die beiden Hälften des Vorderhirns mit der frontalen Ectodermwandung zwischen ihnen die Wendung ventralwärts so stark ausführen, dass sie über die ventrale Wandung des Vorderkopfes dotterwärts vorragen, die imaginäre Längsachse des gesammten Medullarrohres aber zwischen dem späteren Zwischenhirn eine Knickung von fast rechtwinkliger Gestalt erleidet (Fig. 8 bis 10). Die anfängliche Hirnbeuge hat somit beträchtlich zugenommen und fängt an zur Kopfbeuge zu werden. Statt also in die Länge weiter zu wachsen, wie man hätte erwarten müssen, verkürzt sich in gewissem Sinne die Entfernung zwischen dem ursprünglichen Vorderende des Embryos und der Stelle, an welcher das ventrale Ectoderm des Vorderkopfes sich auf den Dotter umschlägt, in Folge der Umbiegung des Kopfendes.

Durch diese Verkürzung würde der Raum für die Ausbreitung der Zellmassen des Mesoderms sich noch beträchtlich verringert haben, käme nicht die seitliche Ausbreitung des Vorderkopfes zufolge der weiteren Ausbuchtung des Entoderms ihnen etwas zu Hilfe, und höbe sich nicht gleichzeitig mit der Umbiegung des Vorderendes das ganze Medullarrohr in der Gegend des späteren Mittelhirns von dem Entoderm ab. Durch diese beiden, sich verbindenden Evolutionen erzeugt sich jener Raum, welcher später als Sattellehne (Fig. 8—15 *Sa*) bekannt ist und den Platz für den großen Sinus cephalicus und die Umbiegung des Vorderendes der Chorda dorsalis hergiebt, welches dann während des Embryonallebens zu Grunde geht.

Aber die Kopfbeuge begnügt sich nicht mit einer nahezu rechtwinkligen Knickung des Medullarrohres und einer entsprechenden wenn auch zunächst abgerundeteren Einsenkung oder Biegung der ventralen Ectodermwandung. Sie schreitet immer weiter fort, aus dem rechten Winkel wird ein spitzer, und die abgerundete Einsenkung des Ectoderms wird eine gleichfalls spitzwinklige Knickung (Fig. 11—15)[1].

[1] Ich möchte gleich an dieser Stelle bemerken, dass die hier beschriebenen Processe sich nicht bei allen Embryonen in derselben Reihenfolge und mit genau denselben Proportionen vollziehen. Es fällt mir auch nicht ein, behaupten zu wollen. die Gestaltung der Hirnbeuge und der Kopfbeuge seien die letzten

In erster Linie ist Gewicht darauf zu legen, dass die ventralwärts gerichtete Umbiegung und Knickung des Medullarrohres sich auch auf die Chorda dorsalis erstreckt, wie sie schon der dorsale Contour der Mesodermbildungen in ihrer Nachbarschaft in Mitleidenschaft gezogen hatte. Aber auch die dorsale Wandung des Entoderms betheiligt sich an dieser Richtungsveränderung, wie man constatiren kann, wenn man Sagittalschnitte aus der Mittelebene eines Embryos von $2^1/_2$—3 und mehr Millimeter Länge prüft. Da aber gerade auch an dieser Stelle die Verschmälerung des ganzen Lumens des Vorderdarmes und der durch keine Continuitätstrennung bezeichneten Verbindung mit dem vordersten Mesoderm stattfindet, so wird die Wirkung der Hirnbeuge auf den Darm nicht so anschaulich, wie z. B. auf die Chorda. Es ist aber eine deutliche Beugung, nicht bloß Krümmung, des Vorderdarmes zu constatiren, was sich bei Vergleich mit den jüngeren Stadien besonders herausstellt.

Gegenüber dieser dorso-ventralen Beugung macht sich allmählich eine entgegengesetzt gerichtete ventro-dorsale geltend, deren Ursprung in der Knickung der ventralen Wandung des Vorderkopfes zu suchen ist, die aber ebenfalls auf eine Reihe anderer Organe übergreift. Und zu diesen Organen gehören sowohl die ventrale

oder die ausschließlichen Ursachen der Unterschiede, durch welche das Vorderkopfmesoderm vom Rumpf- oder auch Hinterkopfmesoderm verschieden erscheint. Beide Bildungen sind höchstwahrscheinlich Folgen ein- und desselben phylogenetischen Umgestaltungsprocesses des Wirbelthierkopfes, den wir erst aufzusuchen und zu erschließen haben, ehe wir annähernd berechnen können, welche Folgen er für die ontogenetische Gestaltung der einzelnen jetzt lebenden Wirbelthiere haben musste. Es ist also nicht nur möglich, sondern sicher, dass bei andern Arten der Selachier, ja sogar bei verschiedenen Individuen von *T. marmorata* die hier beschriebenen Processe in anderer Reihenfolge und Proportion verlaufen. Dennoch hielt ich es für geboten, dieselben in irgend einer Gestalt eingehender zu beschreiben, da in der That der Process der Kopfbeuge von der größten Bedeutung für die Umformung des ganzen Kopfes ist und gar nicht genau und scharf genug aufgefasst werden kann. Wir werden im weiteren Verlaufe der Darstellung erkennen, welche tiefgreifenden topographischen Bestimmungen sich ergeben, sobald der Process der Kopfbeuge richtig analysirt und seine einzelnen Componenten richtig begriffen werden. Es liegt mir um so mehr daran, nachdrücklich zu betonen, dass die Erscheinungen der Kopfbeuge in verschiedenen ihrer einzelnen Stadien variiren, dass z. B. die Einknickung der ventralen Ectodermwandung mal stärker mal schwächer, mal weiter vorwärts, mal weiter rückwärts von dem geschlossenen Ende des Entoderms sich findet. Es ist ein genereller Vorgang, kein specifisch an ein und denselben scharf bestimmten und umschriebenen Zellbezirk eben dieser ventralen Ectodermwandung geknüpfter.

Wandung des Entoderms als auch ganz besonders die Mesodermmassen, aus welchen einerseits die Mandibularhöhle, andrerseits die viel später sich aus den vordersten Mesodermelementen aufbauende Prämandibularhöhle hervorgehen. Da aber der Scheitelpunkt der ventralen Knickung meistens gerade an der Grenze liegt, wo diese beiden Mesodermgebiete an einander stoßen, so ist die Folge, dass jedes derselben in der Richtung des einen der beiden Schenkel liegt, sie sich also, je spitzer der Winkel wird, um so mehr einander nähern. Aber selbst, wenn sie sich später berühren, darf nicht außer Acht gelassen werden, dass die beiden sich berührenden Flächen oder Wandungen ursprünglich ventraler Natur sind und die eine die longitudinale Fortsetzung der andern bildete.

Die Knickung der ventralen Wand des Vorderkopfes hat dazu verführt, von einer Mundbucht bei Selachiern zu sprechen, von der indess, wie wir später genauer sehen werden, niemals die Rede sein kann, und das um so weniger, als die ventrale Entodermwandung, da sie schon mit der Ectodermwandung an mehreren Stellen eng verschmolzen ist, so lange beide noch horizontal gerichtet waren (vgl. oben pag. 7), die Knickung und Richtungsveränderung der Ectodermwandung mit macht, welche schließlich dazu führt, dass die horizontale Richtung dieses Theils der ventralen Vorderkopfwand beinah vertical wird. Dass aus dem Scheitelpunkt der Knickung allmählich die Hypophyse und aus dem vorderen Schenkel die dorsale Gaumenwand hervorgeht, will ich hier nur kurz erwähnen, weil davon später ausführlich gehandelt werden wird; ich möchte aber noch mal nachdrücklich betonen, dass all diese Bildungen ursprünglich einen Theil der ventralen Wandung des Vorderkopfes in der ersten Zeit des Embryonallebens ausmachen.

Hier aber, wo es sich hauptsächlich um die Mesodermbildungen des Vorderkopfes handelt, habe ich besonderes Gewicht darauf zu legen, dass in Folge der Kopfbeuge die ursprünglich ventrale Partie desjenigen Mesoderms, welches den Stoff zur Bildung der Mandibularhöhle herleiht, eben so wie das Entoderm, eine Richtungsveränderung erfährt und sich ventro-dorsalwärts umlagert. Davon ist eine Folge, dass der Vorderrand des späteren Muskelschlauches des Mandibularbogens, der jetzt beinahe frontalwärts gerichtet ist, ursprünglich ventral lag, also nicht mit den Vorderrändern der Muskelschläuche der übrigen Visceralbogen homologisirt werden darf, die immer frontalwärts gerichtet waren: ein Umstand, der ein weiteres

Licht darauf wirft, wie Recht ich hatte, als ich schon in der 7. Studie (Mitth. a. d. Zool. Station 6. Bd. pag. 42 ff.) darauf hinwies, dass die Muskulatur des Mandibularbogens nicht kurzer Hand mit der der übrigen Visceralbögen zusammengeworfen werden dürfte, sondern eine genauere Analyse seiner Componenten beanspruchen und für sich betrachtet werden müsste. Wie weit uns aber eine solche Analyse der Mandibularhöhle führt, das werden wir erst völlig erkennen, wenn die Verhältnisse von *Torpedo ocellata* zur Darstellung kommen werden. Indessen lassen sich auch an *T. marmorata* wichtige Aufschlüsse gewinnen. Ich betonte schon oben, wie die Mesodermmassen am Vorderkopf durch die Ausbreitung der Kopfplatten, der Medullarwülste und die ventralwärts gerichtete allmähliche Krümmung ihrer Bodenplatte in ihrer Entfaltung dorsalwärts eingeschränkt und durch die Anlage der vordersten Kiemensackbildung noch mehr zusammengepresst werden. Die Folge war ein Über- und Durcheinander-Geschobenwerden ihrer ursprünglich metamerisch veranlagten, regelmäßigen Bildungen, welche in einer unvollkommen getheilten, dorsalen Urwirbelbildung und daran sich fügender Seitenplatte bestand, welch letztere bis auf die ventrale Fläche des Entoderms hinabreicht, sich aber mit der der anderen Seite nicht in der ventralen Mittellinie verbindet. Die unvollkommene Theilung der Urwirbel dieses Mesodermabschnittes macht es schwierig, beurtheilen zu wollen, wie viele Urwirbel in dieser, die spätere Mandibularhöhle darstellenden Mesodermmasse enthalten sind, und noch schwieriger ist es, aus den zusammengedrängten Seitenplattenabschnitten einen Anhaltspunkt für diese Zahl zu gewinnen.

Man erkennt indess bei solchen Embryonen, an denen sowohl die Beugung der Medullarplatten erst im Anfange steht als auch die seitliche Ausbuchtung des Entoderms kaum begonnen hat, dass mehrere, wenn auch unregelmäßig geknickte und gekrümmte Lumina durch die Zellmassen der Seitenplatten von den dorsalen Urwirbelabschnitten ventralwärts verlaufen und in den Hohlraum münden, welcher parallel mit der Längsachse des Entoderms resp. mit der ventralen Ectodermwandung von den parietalen und visceralen Lamellen der Seitenplatten gebildet wird, und als solcher auf Querschnitten am besten zu sehen ist. Diese Lumina, die man versucht sein könnte Canäle zu nennen, sind stellenweise so ausgeprägt (vgl. Taf. 2 Fig. 12—16 und bei *T. ocellata* Taf. 5 Fig. 1—6), dass man sie für ein Stück einer Urwirbelhöhle zu halten verführt wird — was dem Verfasser bei der ersten Darstellung dieser Gebilde in der

15. Studie widerfuhr. Offenbar aber handelt es sich um Theile der durch ihre Krümmungen verlagerten Seitenplatten, welche statt hinter einander, eben über einander gelagert sind und dabei auf Sagittalschnitten in ihrem, normaler Weise vertical verlaufenden Wege horizontal getroffen werden. Ob und wie viele solcher Canäle von Anfang an bestanden haben, ist eben so schwer festzustellen, wie die Zahl der unvollkommen getheilten Urwirbel, welche in der Mandibularhöhle enthalten sind: wir werden aber aus den weiteren Gestaltungen, besonders bei *T. ocellata*, entnehmen dürfen, dass mindestens vier anzunehmen sind.

Stellt man sich nun vor, dass ursprünglich vier solcher Verbindungscanäle von den Urwirbeln her die Seitenplatten durchzogen, resp. sie bildeten — welche Lagenveränderungen müssten oder könnten sie durchmachen, wenn jene Einflüsse, die wir eben beschrieben, auf sie wirkten? Es ist klar, dass sie von der Vorwölbung der Entodermwandung nach vorn zusammengeschoben werden mussten. Da aber gleichzeitig ein Druck vom Rücken her, durch die Beugung der Medullarplatten ausging, so mussten sie nach außen gedrückt und geknickt werden, falls die ventralen Abschnitte nicht ventralwärts ausweichen konnten. Das konnten sie darum nicht, da im Gegentheile die ventrale Wandung des Vorderkopfes durch die fortschreitende Kopfbeuge im umgekehrten Sinne in Mitleidenschaft gezogen ward und die Knickung erfuhr, welche ihre ursprünglich horizontale Richtung in der ganzen, der Mandibularhöhle entsprechenden Ausdehnung schräg dorsalwärts veränderte, also nun auch ihrerseits den Raum verengerte, in welchem die Entfaltung des Mesoderms ungehindert hätte vor sich gehen können. Während also durch dorsalen Druck die Seitenplatten gekrümmt und geknickt, durch den vom Entoderm ausgehenden nach vorn zusammen und übereinander geschoben wurden, vollendete die Aufrichtung der ventralen Wandung die topographische Revolution in den Bestandtheilen der Mandibularhöhle, indem sie ihre ventrale Partie zu frontaler Lagerung brachte und dadurch die in diese ventrale Partie einmündenden Quercanäle noch schräger richtete, verkürzte und mit spitzen Winkeln in sich zusammendrängte.

Und so sehen wir denn auch bei *T. marmorata* (und werden es noch ausgeprägter bei *T. ocellata* sehen), dass die Rudimente dieser Canäle der Mandibularhöhle so in einander geschoben sind, dass sie nur erkannt werden können, wenn man sich all diese Evolutionen und Verschiebungen vergegenwärtigt, zugleich aber fest-

hält, dass, wie diese Canäle als einzelne Gebilde keine bleibende Bedeutung mehr haben, so auch ihre Wandungen schrittweise als separate Bildungen unterdrückt, mit einander verschmolzen oder in der weiteren Entwicklung gänzlich beseitigt werden.

Bei den Squaliden aber werden wir später sehen, dass es überhaupt nicht zu diesen Bildungen der Mandibularhöhle kommt, und dass die Dinge bei ihnen sehr viel »einfacher« verlaufen. Ob diese »Einfachheit« aber Ursprünglichkeit bedeutet, und ob in der Bildung der Mandibularhöhle *Torpedo* die archaistisch genaueren Urkunden übermittelt, möge einstweilen dahingestellt bleiben — sind doch alle bisherigen Kriterien für die Beurtheilung von derlei Fragen völlig unzureichend.

Hier will ich die Darstellung der Entwicklungsphasen desjenigen Theiles des Vorderkopfmesoderms abbrechen, der der sog. Mandibularhöhle angehört, und will auf die Abschnitte des Mesoderms zurückgreifen, welche zwischen Mandibularhöhle und Occipitalsomiten liegen, deren Anlage und Entwicklung bei beiden *Torpedo*-Arten sich zwar weniger complicirt zeigt, als die der Mandibularhöhle, aber gegenuber den uns bisher bekannt gewordenen Darstellungen von Squalidenentwicklung wiederum auffallende und wichtige Abweichungen aufweisen. Ich werde sie so weit führen, wie ich die Entwicklung der Mandibularhöhle in der vorstehenden Darstellung gebracht habe; danach werde ich beide im Zusammenhang in ihren weiteren Evolutionen darstellen.

Zunächst habe ich dieselben Schwierigkeiten zu constatiren, welche schon in der 18. Studie hervortraten: nämlich die Feststellung der Grenze zwischen Hinterkopf und Vorderkopf. Die vergleichende Anatomie hat sich auf dogmatischem Wege eine solche Grenze geschaffen, indem sie behauptet, die Somite des Hinterkopfes seien aus dem Rumpf in den Kopf übergeschoben, nachdem beträchtliche Theile des Kopfmesoderms ausgefallen seien. Dass dies Trugschlüsse seien, habe ich in der 21. und 22. Studie zu beweisen unternommen und habe bisher keinen Grund gefunden, diesen Beweis für missglückt anzusehen. Dass die Feststellung einer Grenze durch die Ohrblase nur eine sehr geringe Bedeutung habe, also die Bezeichnung von metaotischen und prootischen Abschnitten nur ein Nothbehelf sei, welcher vor allen Dingen keine Trennung von cenound paläocranialen Segmenten begründen könne, gelangt in immer weiteren Kreisen zur Anerkennung[1]. Die Wahrheit ist eben, dass

[1] Vgl. die Ausführungen von FRORIEP, Z. Entw. d. Wirbelthierkopfes. in:

es gar keine Grenze giebt, jede Annahme einer solchen nur eine künstliche Trennung ist, die nach rein äußerlichen Merkmalen bewirkt wird.

Und so gehen denn auch die Occipitalsomite continuirlich in die Vorderkopfsomite über, und wenn auch später die Einsenkung der Ohrblase einen davor und dahinter liegenden Abschnitt unterscheiden lässt, so will das um so weniger für eine ursprüngliche Verschiedenheit dieser Körperabschnitte beweisen, als die Somiteneintheilung längst besteht, ehe die Ohrblase sich differenzirt, und die Mesodermsomite überhaupt nur secundär von ihr beeinflusst werden, in sich selbst aber eine geschlossene Reihe darstellen, deren spätere Ausbildung am Hinterkopf, wie am Vorderkopf nur durch die Entwicklung anderer Organe durchkreuzt und zum Theil vernichtet wird.

Wie viele Somite bei *T. marmorata* zwischen den Occipitalsomiten und der späteren Mandibularhöhle von Hause aus bestanden haben mögen, ist schwer festzustellen. Ist es doch schon schwierig genug, die Occipitalsomite richtig abzugrenzen, ehe feste Punkte am Embryonalkörper gewonnen werden, welche, wie z. B. die Vagusplatte und die Kopfniere, einigen Anhalt zur Bestimmung der Regionen geben. Welche Somite zu der Occipitalregion und welche zum Vorderkopf zu rechnen sind, ist vor Anlage der Ohrblase schwer zu entscheiden: auch ist die ursprüngliche Ausbuchtung des Entoderms zur Bildung der beiden vordersten Kiemensäcke noch zu unbestimmt, um durch gegenseitige Lagerungsbeziehungen zwischen dem Hyoidsack und Mesodermabschnitten die topographische Zugehörigkeit der Somite zu gestatten. Es wird sich desshalb auch hier nur darum handeln können, die Minimalzahl zu ermitteln und nach Möglichkeit die Zugehörigkeit der Elemente der Seitenplatten zu den ursprünglich angelegten Myotomen festzustellen. Es ist herkömmlich geworden, auf die Erscheinungen der *Pristiurus*-Ontogenie gestützt, zwei Somite zwischen den occipitalen und dem Abschnitt des Kopfmesoderms anzunehmen, aus welchem der M. rectus externus oculi hervorgeht — oder, nach Übereinstimmung aller bisherigen Beobachter, hervorgehen soll. Einer solchen Annahme ordnet sich der beobachtbare Thatbestand bei *T. marmorata* nicht

Verh. Anat. Ges. 16. Vers. 1902 pag. 37 ff. Dieser Theil des Mscr. war bereits niedergeschrieben, als die letzten Publicationen FRORIEP's erschienen, gegen welche ich die 22. Studie gerichtet habe.

ohne Weiteres unter, vielmehr rechtfertigt sich die Suspension des Urtheils über die Zahl durch die mehrfachen Spuren von Somitenverschmelzung und unvollkommener Theilung, welcher wir in dieser Region noch deutlicher begegnen, als schon bei den Occipitalsegmenten. Den M. rectus externus leiten die meisten Ontogenetiker aus einem Somit ab; neuerdings, und zumal gestützt auf die Ontogenie von *Torpedo*, haben KILLIAN, SEVERTZOW und Andere zwei Somite für diesen Muskel als Grundlage angenommen: dass weder die eine noch die andere Auffassung die Thatsachen erschöpft, wird sich aus den weiter unten gegebenen Darlegungen mit Sicherheit folgern lassen. Aus dem mir vorliegenden Materiale von *T. marmorata*-Embryonen scheint hervorzugehen, dass wir etwa vier bis sechs Urwirbel anzunehmen haben zwischen dem vordersten Occipital- und dem hintersten Mandibularurwirbel; diese Urwirbel sind zwar nirgends mit solcher Klarheit von einander abgetheilt, dass sie sofort als Einheiten in die Augen fallen — aber wer an der Prüfung der Occipitalregion der verschiedenen Selachier das Auge geübt hat, wird diese Zählung gerechtfertigt finden. Es sind kleine Urwirbel in der Art derjenigen, welche von *T. marmorata* in der 18. Studie pag. 43 ff. beschrieben und auf Taf. 6 und 7 abgebildet worden sind. Ihre Wandungen laufen häufig in einander über, d. h. sie sind von Hause aus im Embryo nicht als Urwirbel vollständig von einander geschieden worden; die Urwirbelhöhlen stehen häufig mit einander in Verbindung, ja an gewissen Stellen scheint es oft genug, als zögen eine oder zwei lange Spalten in gewissen Windungen durch die Urwirbelanlagen dieser Region — ein Vorstadium jener Verhältnisse, die wir bei den Squaliden fast durchgehends antreffen werden.

Wie ich es schon von den Urwirbelabschnitten der Mandibularhöhle hervorhob, ist auch, und vielleicht in noch höherem Grade, an den Urwirbeln, aus denen der Rectus externus gebildet wird, ein Zusammendrücken in dorso-ventraler Richtung zu constatiren — hier hauptsächlich gesteigert durch die Ausbildung des Spritzlochsackes, über welchem diese Urwirbel liegen. Die Bildung dieses Sackes bewirkt es auch, dass die Seitenplatten, welche zu den Urwirbeln gehören, theils nach vorn zu den Elementen der Mandibularhöhle, theils nach hinten zu denen der Hyoidhöhle auseinander gedrängt werden. Die Grenze zwischen beiden Gebieten scheint der mittlere der drei über dem Spitzlochsack liegende Urwirbel zu sein; da das Seitenplattenmaterial aber nicht in segmental begrenzte

Abschnitte getheilt ist, so lässt sich noch weniger ermitteln, wie viele Mesomeren in die Visceralbogenhöhlen des einen oder des anderen aufgenommen werden. In die Hyoidhöhle gelangt aber das ganze Seitenplattenmaterial der vor der Einstülpung liegenden Somite, also wenigstens drei bis vier. Aus ihnen entsteht später der Muskelschlauch der Hyoidhöhle, während die übrigen Seitenplattenabschnitte des späteren Rectus externus in die Conformation der Mandibularhöhle resp. des Adductor mandibulae aufgenommen werden.

Ich habe nun auch über die Differenzirung der vor der Mandibularhöhle liegenden Mesodermtheile einige vorläufige Angaben bereits hier zu machen, unbeschadet der genaueren Darstellung, welche die Bildung der Prämandibularhöhle in der folgenden Studie finden soll.

Auf pag. 4 u. 5 ward die Configuration beschrieben, welche sich an jungen Stadien, die noch keine Anstalt zur Bildung des Medullarrohres getroffen haben, bezüglich des vordersten Körperendes ergiebt. Der blinde Entodermsack zeigt auf seiner ganzen Länge Mesodermwucherung, nur an der Spitze selbst kann man keine sicheren Trennungslinien zwischen den Mesoderm- und Entodermelementen feststellen, da bleibt eine scheinbar einheitliche Masse liegen. Und gerade aus diesem Theil nimmt die Zellmasse ihren Ursprung, aus welcher in späteren Stadien die Prämandibularhöhle hervorgeht. Die Chorda ist gleichfalls noch nicht so weit vorgedrungen in ihrer Sonderung aus der Entodermwandung, aber man sieht sie schon zwischen den vordersten Theilen derjenigen Mesodermbezirke, aus denen später die Mandibularhöhle ihre dorsalen Abschnitte bildet.

An diesen Verhältnissen ändert sich im Großen und Ganzen nichts, auch wenn die topographischen Veränderungen eintreten, welche mit der Herstellung des Medullarrohres und der gleichzeitigen Einleitung zur Bildung der Kopfbeuge verbunden sind. Nur die Lagerung dieses vordersten Theiles des Meso- und Entoderms wird eine andere, sie wird ventraler, und das noch im Entoderm steckende vorderste Ende der Chorda macht die Krümmung mit, welche die dorsale Wandung des Vorderdarmes bei diesen Processen erfährt, wie sie auf pag. 5 beschrieben wurden. Es ist selbstverständlich, dass die vordersten Theile des Mandibularhöhlenmesoderms in zelligem Zusammenhange resp. Contact mit dem an der sich verschmälernden, vordersten Kuppe des Entoderms festsitzenden Meso-

derm der späteren Prämandibularhöhle verblieben, so dass an der Stelle der tiefsten Knickung des ventralen Vorderkopfentoderms — wo später die Hypophyse auftritt — also an dem Scheitelpunkt des Winkels, dessen vorderer Schenkel später zur dorsalen Wandung der Mundhöhle wird, während an dem hinteren Schenkel sich der eigentliche mediane Längsschlitz der Mundöffnung herstellt, — dass an diesem Scheitelpunkt der Kopfbeuge die Berührung der dorsalen und ventralen, vordersten Mandibularhöhlentheile mit den hintersten Theilen der Prämandibularhöhle und zugleich mit den Zellmassen der blinden Entodermkuppe geschieht. Es ist von wesentlicher Bedeutung, diese Beziehungen klar zu übersehen: es ist einer der kritischesten, wenn nicht der kritischeste Punkt des Vorderkopfes — und Wer die hier geschehenden Bildungen und Umbildungen nicht durchschaut, wird den Zusammenhang der gesammten Processe, die zur Kopfbildung der Wirbelthiere führen, nicht verstehen. Das Ectoderm in Gestalt der Hypophysis und der späteren Mundspalte, das Entoderm mit seiner blinden Kuppe, aus der sowohl die Prämandibularhöhlen, als auch das bisher räthselhafte, mittlere Verbindungsstück derselben, von dem wir weiter unten sprechen werden, hervorgeht, das Vorderende der Chorda, das nur gebildet zu werden scheint, um noch im Embryo zu Grunde zu gehen, der Sinus cephalicus mit seinen in ihn einlaufenden Gefäßen, aus dem frontalwärts die Carotiden und Augengefäße, caudalwärts die Aorta, ventralwärts die Spritzlocharterie abgehen oder in ihm zusammenlaufen, und schließlich die ganze Augen- und Mundmuskulatur, — all das kann phylogenetisch und ontogenetisch nur verstanden werden, wenn die Beziehungen all dieser Organe an dem tiefsten Punkt der Kopfbeuge klar erkannt und in ihren Evolutionen sicher erfasst werden.

Es ist wesentlich, festzuhalten, dass an diesem Punkte sowohl die dorsale Begrenzungslinie der Mandibularhöhle, als auch die ventrale, welche durch die Kopfbeuge hier mit einander in die nächste Nähe gebracht werden, zusammen übergehen in die noch ungegliederte Mesodermmasse der späteren Prämandibularhöhle, dass somit bei der späteren Evolution der Prämandibularhöhle sowohl dorsale als auch ventrale Elemente, oder mit anderen Worten, ebensowohl Urwirbeltheile als auch Seitenplattentheile betheiligt sein können. Wir werden in der nächsten Studie diesen Punkt ausführlicher erörtern.

Wäre die Kopfbeuge nicht eingetreten, wäre also auch nicht

die ventrale Beugung der Bodenplatte und der Kopfplatten des Medullarrohres geschehen, so würde aller Wahrscheinlichkeit nach das Vorderkopfmesoderm sowohl der Mandibularhöhle als auch das der Prämandibularhöhle sich in ähnlicher Weise wie das Somitenmaterial der Occipitalregion und der Hyoidspalte gestaltet haben, d. h. es würden die Urwirbel der Mandibular- und Prämandibularhöhlen in derselben dorsalen Linie sich weiter erstreckt, Seitenplattenabschnitte aber wie die gleichnamigen Theile des Hinterkopfes und des Rumpfes auch am Vorderkopf viscerale und parietale Mesodermlamellen um den Vorderdarm gebildet haben. Dass dies nicht geschehen, ist — neben anderen überaus wichtigen Gestaltungen der Organe des Vorderkopfes — wohl hauptsächlich dem Eintreten der Kopfbeuge zuzuschreiben; die Kopfbeuge ihrerseits ist freilich wieder von functionellen Umwälzungen in der Vorderkopfsphäre bedingt worden, deren Wesen und Bedeutung erst später untersucht werden sollen. Es ist wichtig, diese verursachenden Elemente gleich hier zu betonen, um das Verständnis für die Beschreibung der ontogenetischen Processe zu erleichtern, die in dieser Region sich abspielen.

Ein wichtiger Factor für das Verständnis derselben liegt ferner in dem Unpaarwerden so mancher ursprünglich paariger Anlagen. Und da ist es in erster Linie der Sinus cephalicus, welcher durch mediane Verschmelzung ursprünglich bilateraler Gefäße zu Stande kommt und durch seine beträchtliche Entwicklung dazu beiträgt, dass die Chorda dorsalis an diesem vorderen Bezirk von der dorsalen Entodermwand weggedrängt wird und eine noch beträchtlichere Beugung erleidet, als sie auch sonst durch das Fortschreiten der Kopfbeuge erlangt haben würde. Wir werden gelegentlich sehen, dass die große Ausdehnung des Sinus cephalicus auch zu einer Einsenkung der dorsalen Vorderdarmwand führt, dass also seine Größenzunahme in der That dislocirend auf die Nachbargebilde wirkt.

Durch all diese Einflüsse wird das vorderste Mesoderm an einer ähnlichen Entfaltung gehindert, wie die Partien der Mandibularhöhle sie noch erreichen konnten, trotzdem auch diese bereits, wie wir sahen, arg zusammengeschoben werden; aber die Prämandibularhöhle, aus der nachher der Haupttheil der Augenmuskeln hervorgeht, bleibt lange in ursprünglichem Zusammenhange mit ihrem Mutterboden, der blinden Kappe des Vorderdarms, liegen und nimmt ihre Evolutionen erst vor, wenn durch die Ausbildung der secundären Augenblase zwischen dieser und dem Hirn so viel Platz ge-

schaffen wird. dass die Mesodermmassen sich entfalten und gestalten können. Welcher Art diese Gestaltung ist, will ich indess erst darstellen, wenn ich einige wichtige Angaben über die grundlegende Vascularisation des Vorderkopfes gegeben habe, die zum Verständnis dieser Region gleichfalls unentbehrlich ist.

Es ist durch die Arbeit Paul Mayer's »Üb. d. Entw. d. Herzens u. d. groß. Gefäßstämme b. d. Selachiern« (Mitth. a. d. Z. St. 7. Bd. pag. 338—370) mit hinreichender Sicherheit der Nachweis geführt, dass ursprünglich zwei dorsale und zwei ventrale Längsgefäße im Embryo bestehen, die beiden Aorten und die beiden Subintestinalvenen. In der Gegend des späteren Herzens fließen die Endothelanlagen der beiden letzteren zusammen, weichen indess frontalwärts wieder aus einander und verlaufen bis in die Gegend des Scheitelpunktes der Kopfbeuge getrennt. Dort fließen sie mit den gleichfalls getrennt laufenden Aorten jederseits zusammen. Dieser bilaterale Gefäßapparat bildet, wie den Anfang des gesammten Gefäßsystems des Körpers, so auch den des Kopfes und Vorderkopfes. Erst später entstehen die Quergefäße, welche die ventralen und dorsalen Längsstämme jeder Seite mit einander verbinden. Noch später entstehen aus der Aorta metamerische Dorsalgefäße, die sog. Vertebralarterien, welche in die gleichfalls später entstehenden Jugular- und Cardinalvenen einlaufen — was uns indess hier noch nicht direct interessirt. Wesentlich aber ist der Umstand, dass die ventralen Längsgefäße des Vorderkopfes, welche uns weiterhin als Spritzlocharterie wieder vor die Augen treten werden, von Hause aus parallel mit der Längsachse des Körpers laufen und ihre Lage erst dann verändern, wenn die Kopfbeuge eintritt, durch welche bewirkt wird, dass sie ebenso wie das Ectoderm und die ventrale Wandung des Mesoderms sich aufrichten und somit zunächst schräg gerichtet werden, während sie später die merkwürdigen Wandlungen durchmachen, welche ich in der 7., 11. und 15. Studie ausführlich erörtert habe anlässlich der Feststellung der Gefäßverhältnisse der Pseudobranchie und des ganzen Carotidenkreislaufes. Für das Verständnis der Urzustände des Vorderkopfes ist es aber von der größten Bedeutung festzustellen, dass die embryonalen Gefäße, welche später als Spritzlocharterie sich darstellen, durchaus nicht homodynam mit den übrigen Urquergefäßen des Embryonalkörpers sind, sondern die vordersten Theile der ventralen Längsgefäße bilden, die den Schein einer mit der übrigen homodynamen Kiemenarterie nur durch die Umlagerungen gewonnen haben, welche mit der Kopfbeuge

und, wie diese selbst, mit den fundamentalen Umwandlungen aller Organsphären des Vorderkopfes verbunden waren.

Wie aber bei der Mandibularhöhle in der Gegend des Scheitelpunktes der Kopfbeuge dorsale und ventrale Theile fast unmittelbar mit Ausschaltung der lateralen zusammenstoßen, so gehen auch an derselben Localität dorsale und ventrale Gefäßbahnen in einander über, was sich am klarsten in der Bildung des Sinus cephalicus ausspricht, der zwar durch laterale Verschmelzung der beiden Aorten entsteht, aber dann als Sammelbecken für eine Anzahl anderer, ventraler und cephaler Gefäße fungirt, was später in zusammenhängender Darstellung der gesammten Gefäßentwicklung des Vorderkopfes näher ausgeführt werden wird.

In dem bisher dargestellten Entwicklungszustand des Embryos haben wir also das Mesoderm des Vorderkopfes in eine Anzahl unvollkommen getrennter und darum nicht genau zählbarer Urwirbel gegliedert gefunden, von welchen Seitenplattenmaterial ausgeht, das zufolge der allmählich sich ausstülpenden vordersten Entodermkiemensäcke sowohl dorsal, als auch durch jeden einzelnen Kiemensack frontal und caudal zusammengedrängt wird. Die Urwirbel selbst sind dorso-ventral stark zusammengedrückt, und vorn ist durch die langsame Beugung der Medullarplatte auch eine Beugung der Mesodermtheile erfolgt; da aber gleichzeitig eine Knickung der ventralen Kopfwand in Gestalt der Kopfbeuge erfolgt, so wird die ventrale Partie des Mesoderms der dorsalen stark genähert und ein noch größeres Zusammenschieben der vordersten Mesodermabschnitte bewirkt, wodurch die Seitenplattenmaterialien der Mandibularhöhle sich so durch einander schieben, dass es schwer ist, ihre ursprüngliche Configuration sich vorzustellen. Durch die von der Kopfbeuge hervorgerufene Verlagerung all dieser Theile wird die Mesodermentwicklung des vordersten Abschnittes so gehemmt, dass die Materialien der späteren Prämandibularhöhle in dem dreieckigen Raum zwischen Medullarrohr, Ectoderm und blinder Entodermkuppe noch fast ganz ungeformt liegen bleiben, und dass von sonstigen Organanlagen nur die Chorda bis an die hintere Grenze eben dieser Prämandibularelemente und die vordersten ventralen Längsgefäße als noch fast wandungslose Endothelzellgruppen zwischen Vorderdarmwand und innerer oder Viscerallamelle der mandibularen Seitenplatten angetroffen werden.

Die nächste Phase in der Anbahnung definitiver Gestaltung des Vorderkopfmesoderms betrifft nun die bestimmtere Gruppirung der-

jenigen Urwirbel- und Seitenplattenabschnitte, aus welchen die späteren Muskeln des Auges, der Kiefer und des Zungenbeinapparates hervorgehen.

Die Mandibularhöhle selbst hatten wir verlassen als einen von mannigfach gefalteten und gekrümmten Wandungen umschlossenen Hohlraum, dessen ventrale Basis wie eine Art Stiel sich auffassen ließ, von welchem aus nach vorn und oben drei oder vier kleinere unregelmäßige, z. Th. wieder in einander mündende Hohlräume sich abzweigten, deren Wandungen unregelmäßig gestaltet, geknickt, mit einander verbunden waren und schließlich in die zusammengepresste Urwirbelhöhle einliefen, welche in unvollkommener Theilung den dorsalsten und zugleich innersten Theil dieser Gesammthöhle bildete (Taf. 2 Fig. 12—16). Caudalwärts stößt dieser dorsalste Theil der Mandibularhöhle an die vorher geschilderten rudimentären Urwirbel an, aus welchen ausschließlich, nach aller Ontogenetiker übereinstimmender Angabe das Material des M. rectus externus hervorgehen soll (Taf. 2 Fig. 16—18); frontalwärts steht sie in Contact mit der noch indifferenzirten Masse der Prämandibularhöhle, aus welcher später die sämmtlichen, vom Oculomotorius innervirten Augenmuskeln sich bilden.

Ich habe schon auf pag. 11 erwähnt, dass eine äußerste, lateral und dorsal gelegene Partie der Mandibularhöhle sich auf später darzustellende Weise in den M. obliquus superior umwandelt (Taf. 2 Fig. 1 u. 2, 8 u. 9); jetzt will ich sagen, was aus dem übrigen Theil wird.

Zunächst erfährt der vordere Theil des dorsalen Hohlraumes, also derjenige Theil der gesammten Höhlung, welcher ursprünglich als ein schmaler, zusammengepresster Urwirbelspalt erschien und in die vorderen gekrümmten Seitencanäle überging, eine wesentliche Vergrößerung: er wird zur Haupthöhle des gesammten Gebildes. Den Raum für eine solche Ausdehnung gewährt zunächst das gesammte Anwachsen des Embryonalkörpers, dann aber noch in speciellerer Weise eine Verengerung des ursprünglich fast halbkugelig vorgewölbten Spritzlochsackes, der sich bei weiterer Ausbildung lateralwärts verschmälert, mit diesem schmaleren Theil an das Ectoderm anstößt und sich hier in einer später zu beschreibenden Weise zur Spritzlochspalte öffnet. Durch diese Zunahme erlangt der Hohlraum der Mandibularhöhle eine Art Ballongestalt: ventralwärts läuft derselbe in den nach wie vor schmalen, ja vielleicht noch verschmälerten Raum aus, der ursprünglich rein ventral, zwischen den in

einander übergehenden beiden Seitenplattenlamellen bestand; dorsal und nach hinten bleiben noch längere Zeit und in etwas selbständigerer, weniger zusammengepresster Form die zwei hinteren Seitenplattencanäle bestehen, welche den Hohlraum der Gesammthöhle mit dem hinteren Urwirbeltheil der Mandibularhöhle und dem vorderen der sog. 3. Kopfhöhle, d. h. einem derjenigen Urwirbel verbinden, die in die Bildung des Rectus externus aufgehen (Taf. 2 Fig. 13—16).

Bei weiterem Wachsthum fängt die viscerale Lamelle all dieser Seitenplattencanäle an, sich aufzulösen. Zunächst weichen die bisher so stark zusammengepressten und vielfach verwachsenen Wandungen etwas aus einander, so dass man auch besser erkennen kann, dass es sich hier in der That um drei oder vier fächerförmig gestellte Hohlräume handelt, die allesammt in der Gegend der Kopfbeuge resp. mehr oder weniger nahe an ihrem Scheitelpunkt in den eigentlich ventralen Theil der Mandibularhöhle münden, aus welchem sich der spätere Adductor mandibulae entwickelt (Taf. 2 Fig. 6, 17, 18); dann lösen sich die an einander stoßenden Wände der Canäle als einheitliche Wandungen auf, und das sie bildende Zellmaterial liegt mesenchymartig an ihrer Stelle (Taf. 3 Fig. 18); es bleibt aber mit den eigentlichen dorsalen, die ursprünglichen Urwirbel repräsentirenden Bezirken noch in so fern im Zusammenhang, als diese die obere, dorsale Grenze dieses ganzen sich auflösenden Bezirkes darstellen und ihrerseits eine doppelte Reihe eng an einander stoßender Zellen bilden, welche sich caudalwärts ohne Unterbrechung an die Urwirbelelemente des von den Autoren als 3. Somit behandelten späteren M. rectus externus anschließen (Taf. 2 Fig. 17 u. 18, Taf. 3 Fig. 19). Wir werden später sehen, dass der vorderste Abschnitt des definitiven M. rectus externus aus eben diesen Urwirbelabschnitten der Mandibularhöhle hergestellt wird, und dass an ihm noch lange Reste jener sich auflösenden visceralen Lamelle der zugehörigen Seitenplatten zu erkennen sind.

Wir können nun schon, zur Erleichterung des Verständnisses dieser complicirten Verhältnisse, die einzelnen Bestandtheile mit den Namen der definitiven Bildungen, die aus ihnen hervorgehen, bezeichnen: und so haben wir in den dorso-lateralen Theilen den M. obliquus superior, in der Serie der eigentlichen Urwirbel der Mandibularhöhle das vorderste Stück des M. rectus externus und in dem langen, rein ventralen, aber dorsal bis zum Scheitelpunkt der Kopfbeuge aufgerichteten Abschnitte der Seitenplatten

den Kaumuskel mit seinen verschiedenen Differenzirungen vor uns.

Wie sehr diese Analyse der Mandibularhöhle von der bisher gültigen Auffassung divergirt, brauche ich kaum zu betonen. Dass der Obliquus superior als der ausschließliche Repräsentant des Urwirbelabschnittes der Mandibularhöhle angesehen ward, ist bekannt, eben so auch, dass seine Innervation durch den dorsal höchst gelegenen Nerven, den Trochlearis, so viele Schwierigkeiten des Verständnisses bereitete; ob es durch diese nun genauer durchgeführte Analyse der Mandibularhöhle gelingen wird, diese Schwierigkeiten aus dem Wege zu räumen, wird an anderer Stelle erörtert werden.

Da nun die zwar geringfügigen, aber doch durchaus deutlichen und überall nachweisbaren Reste der eigentlichen Urwirbelpartie der Mandibularhöhle in die Composition des M. rectus externus aufgegangen sind, so begreift sich viel besser, wie dieser Muskel zu seiner Insertion am Bulbus oculi gelangen konnte, was keineswegs so leicht war, wenn er ausschließlich aus den von den Autoren als 3. Kopfhöhle benannten Bildungen hervorgehen sollte, und es bleibt innerhalb des Rahmens unserer bisherigen Anschauungen — denen zufolge die eigentlichen Urwirbel von ventralen Spinalnerven innervirt werden — dass der gesammte Rectus externus vom Abducens innervirt wird, mithin auch seine vordersten, aus der Mandibularhöhle hervorgehenden Abschnitte.

Schließlich gewinnen wir aber auch eine neue und wahrlich nicht nebensächliche Auffassung von der Bedeutung des Adductor mandibulae, den die vergl. Anatomie als serial homodynam mit den übrigen Kiemenmuskeln, speciell mit dem als Adductor arcuum visceralium beschriebenen Theil derselben ansah. Eben so wie die spätere Spritzlocharterie nicht mit einer der eigentlichen Kiemenarterien homologisirt werden kann, eben so wenig kann die Gruppe des Adductor mandibulae mit den Adductores der übrigen Kiemenbögen homologisirt werden: ihr Ursprung und die Elemente, aus deren Umbildung sie hervorgeht, sind andere und mannigfaltigere, als die der eigentlichen Kiemenbögenmuskeln. Aus all diesen Gründen ist die genaueste Feststellung der Entwicklungszustände der ganzen Mandibularhöhle von hohem morphologisch-phylogenetischem Interesse, und die Verfolgung ihrer verschiedenen Phasen durch die verschiedenen Formen der Selachier hindurch von größter Bedeutung.

Um aber die Beschreibung dieser Aus- und Umbildungen mit

einiger Anschaulichkeit vornehmen zu können, bedarf es einer lückenlosen Serie von Entwicklungsstufen, welche mir von *T. marmorata* leider noch nicht zur Verfügung stehen, wesshalb ich die Darstellung der weiteren Differenzirung der Mandibularhöhle hier abbreche und erst bei *T. ocellata* weiter verfolgen werde, woselbst auch die genauere Entwicklung des Rectus externus beider *Torpedo*-Arten dargestellt werden soll.

b. *Torpedo ocellata.*

Die Ähnlichkeit der beiden *Torpedo*-Arten in der Disposition und Entwicklung des Kopfmesoderms ist uns schon aus der 18. Studie bekannt, aber bei aller Ähnlichkeit bestehen doch genug Abweichungen der einen Art von der anderen, so dass ein geübtes Auge ziemlich rasch an Horizontal- oder Sagittalschnitten erkennt, ob *T. marmorata* oder *T. ocellata* ihm vorliegt. Es ist nicht allein die geringere Größe der Embryonen von *T. ocellata*: die einzelnen Urwirbel haben ein anderes Gepräge, als die homologen Theile von *T. marmorata* — ein Gepräge, das zwar in Worten schwer auszudrücken ist, dem Auge aber doch bald auffällt.

Dass solche Unterschiede schon in den allerersten Stadien sich geltend machen, ist übrigens nicht etwa eine Eigenthümlichkeit der beiden *Torpedo*-Arten: jede Selachierart hat ihre unterscheidenden Besonderheiten, ihren Habitus; wie schon die Darstellung der Occipitalsomite lehrte, kann man auch zwischen *Scyllium*, *Mustelus* und *Pristiurus* constante Unterschiede wahrnehmen; und wir werden im Verlauf der weiteren Darstellung erkennen, dass die Unterschiede zwischen den Torpedines und den *Raja*-Arten in vielen Punkten noch beträchtlichere sind, als zwischen *Torpedo* und z. B. *Scyllium*. Desshalb erlangt das Studium der Entwicklungsweise jeder einzelnen Selachierart Bedeutung für die Aufhellung der Phylogenie und lässt die Hoffnung begründet erscheinen, dass aus der fortgesetzten Erweiterung unserer ontogenetischen Übersicht noch weitere Ergänzungen des Baumaterials gewonnen werden dürften, aus welchem neue Einsichten für die phylogenetische Geschichte abgeleitet werden können.

Ein nicht unwesentlicher Unterschied zwischen *T. marmorata* und *ocellata* ist in der kürzeren gedrungeneren Form des Vorderendes der Embryonen von *T. ocellata* von 1,5 mm Länge zu sehen. Wie es scheint, steht diese Gedrungenheit mit dem Umstande in

Zusammenhang, dass die Krümmung der Kopfplatten und der Bodenplatte der Medullarwülste schon früher und stärker einsetzt, als bei *T. marmorata*, jedenfalls schon ehe eine Spur von Aufbiegen der Kopfplatten dorsalwärts zur Anbahnung der Rohrstructur der Medullarwülste stattfindet. Es macht sich sogar an der allervordersten Spitze des Embryonalkörpers bei *T. ocellata* eine hakenförmige Umbiegung der im Ectoderm auslaufenden Kopfplatten bemerkbar — eine Umbiegung, die sich als Einknickung des Anfangs der ventralen Ectodermwandung ausspricht. Diese Einknickung hat indessen nichts mit der späteren Kopfbeuge zu thun.

Neben dieser stärkeren Krümmung der Kopfplatten zeichnet sich der Embryo von *T. ocellata* auch durch ein stärkeres Lumen des Vorderdarmes vor *T. marmorata* aus — was sich besonders auf Horizontalschnitten bemerkbar macht. Ob es mit diesen beiden Eigenthümlichkeiten zusammenhängt, dass das Mesoderm des Vorderkopfes bei *T. ocellata* weniger prägnant ausgebildet ist, als bei *T. marmorata*, möge dahingestellt bleiben: aber eine Thatsache ist, dass die Grundlage derjenigen Mesodermabschnitte, aus denen die Mandibularhöhle hervorgeht, bei *T. ocellata* weniger deutlich die ursprüngliche Zusammensetzung aus Urwirbeln zur Schau trägt, als bei *T. marmorata*. Es besteht durchgehends eine größere Lockerung in dem Gesammtgebiet des Vorderkopfmesoderms, und obwohl auch in der Gegend des späteren Spritzlochsackes noch Andeutungen von urwirbelartiger Anordnung der Mesodermzellen zu finden sind, so lassen sich dieselben doch an Deutlichkeit mit denen von *T. marmorata* nicht vergleichen.

Im Großen und Ganzen verlaufen die anfänglichen Gestaltungsvorgänge bei *T. ocellata* wie bei der Schwesterart, und es wird nicht nöthig sein, dieselben nochmals zu wiederholen. Dass die Folgen der Verengerung des Raumes im Vorderkopf zufolge all der zur Kopfbeuge führenden Vorgänge in einer Zusammendrängung des Mesoderms bestehen, dass die ventrale Ectodermpartie sich krümmt und schließlich einknickt, dass mithin auch an dem Scheitelpunkt dieser Einknickung das Mesoderm eben so wie bei *T. marmorata* mit seinen dorsalen und ventralen Bestandtheilen in engste Berührung bei fast völliger Ausschaltung der lateralen Seitenplattentheile tritt, will ich nur aussprechen, weil es Angelpunkte der Vorderkopfgestaltung sind, die man unter allen Umständen fest im Sinne behalten muss.

Als eine wichtige Modification des Bildes, das die Vorgänge bei der Formation der Mandibularhöhle von *T. ocellata* gegenüber

denen von *T. marmorata* gewähren, muss ich aber die Gestaltungen bezeichnen, welche die Seitenplatten durchmachen, ehe sie zu denselben definitiven Bildungen führen, welche bei den Selachiern oder wenigstens den Arten der Gattung *Torpedo* die Muskulatur des Auges, des Spritzloches und des Kieferapparates darstellen.

Während bei *T. marmorata* die Anlage des Spritzlochsackes das Seitenplattenmaterial der Mandibularhöhle so stark zusammendrängt, dass die einzelnen Canäle, welche von den Urwirbeln ursprünglich mehr oder weniger parallel zu dem ventralen Schlussstück der Seitenplatte führen, frontalwärts so zusammengeschoben werden, dass sie fast ganz in dem vordersten Theil des Hohlraums jenes ventralen Schlussstückes convergiren, event. sogar zusammenfließen und nur selten getrennt erscheinen, wie auf Taf. 2 Fig. 13 u. 14, ist bei *T. ocellata* diese Zusammendrängung weniger stark, und es bleibt den Seitenplattencanälen eine größere Selbständigkeit gewahrt, wie auf den mehr schematischen Abbildungen Taf. 4 Fig. 14, 16, 20 zu erkennen ist. Der ventrale Abschnitt derselben wird nicht so weit nach vorn zusammengeschoben; die Canäle münden auf einer längeren Strecke in den gemeinsamen ventralen Hohlraum der Seitenplatten, und man kann sie auf größere Strecken isolirt wahrnehmen.

Da mir aber diese Verhältnisse von wesentlicher Tragweite zu sein scheinen, so halte ich es für meine Pflicht, davon genaueste Rechenschaft zu geben und auch die hauptsächlichsten Variationen, welche mein reiches Material mich kennen gelehrt hat, hier zu beschreiben.

Ich habe schon betont, dass in der Gesammtdarstellung des Mesoderms bei *T. ocellata* eine größere Lockerung herrscht, als bei *T. marmorata*, was ja auch bei den Occipital- und Rumpfwirbeln der Fall ist, wie ein Blick auf die Tafeln (Taf. 6 Fig. 5) der 18. Studie lehrt. Die einzelnen Zellen liegen lockerer neben einander, die Conturen der Urwirbel und der Seitenplatten sind weniger scharf begrenzt, und so ist es auch schwerer, bei Stadien von ca. 2 mm Länge in den Theilen der Mandibularhöhle von *T. ocellata* die Zusammengehörigkeit der Urwirbel und ihrer Seitenplattenabschnitte festzustellen. Ich würde es Niemand verübeln, der, ohne die späteren Stadien gesehen zu haben, es für illusorisch erklärte, an so jungen Stadien etwas Anderes als eine regellose Anhäufung von Mesodermzellen sehen zu wollen. Aber eben die späteren Stadien gewähren ein ganz anderes Bild und erlauben demgemäß, auch in den 2 mm langen Stadien bereits eine gewisse Anordnung der Mesodermzellen aufzufinden.

Um aber ein einigermaßen anschauliches Bild von der Anordnung des Mandibularhöhlenmesoderms und seiner Composition zu geben, halte ich es für nützlich, zuerst die Beschreibung eines etwas älteren, in Sagittalschnitte zerlegten Stadiums zu geben, etwa von Embryonen von 4—5 mm Länge. Es wird danach leichter sein, sich die Verschiebungen klar zu machen, welche von Anfang an und in den Zwischenstadien von 2—4 mm Länge erfolgen, um jenes ältere Stadium zu erreichen.

Im Stadium von 4—5 mm Länge (Taf. 4 Fig. 16—21 u. Fig. 22—23) — es variirt natürlich die Reife des Embryos, und die Maße sind nur annähernd genau — hat die Kopfbeuge schon eine beträchtliche Entwicklung erreicht. Aus der ursprünglich geraden ventralen Wandung des Vorderkopfes ist eine tiefe Einbuchtung geworden, die aber einen weniger spitzen Scheitelpunkt aufweist, als bei *T. marmorata*. Die Kopfbeuge ist abgerundeter als bei jener, was aber nicht hindert, dass der hintere Schenkel, also diejenige Ectodermpartie, aus welcher später die Mundspalte sich bildet, schon beträchtlich schräg gerichtet ist, so dass er auf der sagittalen Mittelebene des Körpers fast parallel mit dem vorderen Schenkel, der ectodermalen Begrenzung des späteren Gaumendaches, liegt. Zwischen beiden ist der tiefste Theil der Kopfbeuge eine kurze gerade Linie, auf deren Innenseite der Sinus cephalicus liegt, aber von dem Ectoderm der Kopfbeuge getrennt durch eine dünne Lamelle des Mesoderms. Die Augen sind an diesem Embryo schon deutlich zu erkennen, aber noch ist keine Spur der Linse vorhanden, somit auch noch keine Spur der Einstülpung der späteren Retina. Die Ganglienleiste des Vorderkopfes ist bereits stark entwickelt, ihre nähere Beschreibung wird in einer späteren Studie gegeben werden.

Mit der Entwicklung der Kopfbeuge hat natürlich die des Entoderms, der Chorda, der vorderen Blutbahnen und der Mandibularhöhle gleichen Schritt gehalten — hier aber soll zunächst nur von letzterer gesprochen werden. Auf der sagittalen Mittelebene berühren sich Entoderm und Ectoderm, den Durchbruch der Mundspalte vorbereitend. Neben derselben aber liegt jederseits das ursprünglich ventrale Stück der hier nicht zur Vereinigung gelangten Seitenplatten, aus dem später der Adductor mandibulae hervorgeht, ist aber gleichfalls aus seiner ursprünglichen, der Längsachse des Körpers parallelen Richtung in eine schräg nach vorwärts und aufwärts gewendete übergegangen. Verfolgt man nun dieses, der späteren Mundöffnung

benachbarte, aus lateraler und visceraler Lamelle bestehende Basalstück der Mandibularhöhle nach den Seiten des Körpers, so sieht man, wie allmählich der Innenraum zwischen beiden Lamellen sich etwas erweitert, bis er sich dorsalwärts zu theilen beginnt, so dass die Gestalt eines Y daraus hervorgeht. Diese Theilung geschieht auf beiden Seiten des vorliegenden Embryos in ungleicher Höhe, woraus allein schon folgt, dass es sich um einen variablen Factor handelt: auf der einen Seite geschieht sie auf halber Höhe des Mandibularbogens, auf der andern auf zwei Drittel seiner Höhe.

Verfolgen wir nun die beiden Arme des Y weiter, so sehen wir den der Spritzlochspalte nächstliegenden, also hinteren, auf sechs weiteren Schnitten sich als mehr oder weniger geschlossenen Canal dorso-lateralwärts erstrecken und dabei einen von dem andern Arm des Y durchaus gesonderten Verlauf festhalten. Erst auf dem siebenten Schnitt verliert sich die Deutlichkeit seiner Wandung, und es macht den Eindruck, als habe eine weitere Spaltung des Lumens stattgefunden, die Wandungen seien aber in einem gewissen Auflösungsprocess begriffen und nur noch stückweise erhalten. In der That sieht man das hintere der secundären Theilstücke fast dorsocaudalwärts und auf die Urwirbel des späteren M. rectus externus zu gerichtet, also auch über den dorsalen Rand des Spritzlochsackes hinübergreifend, während das vordere in der Gesammtwandung der Mandibularhöhle aufgeht und seinen Hohlraum als gesonderten Canal verliert (vgl. Taf. 5 Fig. 1—5).

Der vordere der primären Y-Arme des Basalstückes verläuft fast parallel dem hinteren Schenkel der Ectodermwandung der Kopfbeuge, also parallel einem Theil der ursprünglich rein ventralen Wandung des Vorderkopfes — was auch nicht Wunder nehmen kann, da er eben die ursprüngliche ventrale Partie der Seitenplatten der Mandibularhöhle bildet. Mit seiner vorderen, also der eigentlich ventralen Wandung biegt dieser Canal sich, der Kopfbeuge folgend, frontalwärts und erweitert gleichzeitig sein Lumen bald nach der Abzweigung des hinteren Armes. Seine hintere Wandung wird begrenzt durch den zu großem Umfang gediehenen Sinus cephalicus, der die ganze Mandibularhöhle von der visceralen Seite her lateralwärts zusammendrückt. Die Außenseite des Sinus cephalicus stößt an die viscerale Lamelle der Mandibularhöhle, deren Wandungen sich stark verdünnen, zugleich aber, ebenso wie die parietale Wandung, eine Menge Faltungen aufweisen, deren Verlauf zu unregelmäßig ist, als dass man ihn beschreiben könnte. Die Bedeutung

und der Ursprung dieser Faltungen scheint aber darin zu bestehen, dass dieser Theil der Mandibularhöhle die ursprüngliche dorsale Partie der Seitenplatten darstellt, welche den vier, von mir angenommenen, in der Mandibularhöhle vereinigten Somiten zugehören, aber nicht mehr wie die Seitenplatten des Rumpfes oder selbst noch der hinteren Occipitalsomite sich einfach dorso-ventralwärts erstrecken, sondern durch die mannigfachen Umlagerungen der Organe des Vorderkopfes, die Ausbildung des Spritzlochsackes, des Sinus cephalicus, vor Allem aber der Kopfbeuge, zu den sonderbarsten Umbildungen gedrängt werden. Wir werden später sehen, dass der größte Theil dieser Faltungen eben so wie die dorsalen Theile der primären und secundären Y-Arme der Mandibularhöhle der Auflösung verfallen und als Mesenchym an der Ausbildung definitiver Organe des Kopfes keinen directen Antheil mehr erlangen.

Bei dem Embryo (Mayer 422), der um weniges älter als der vorige ist, findet sich eine Spaltung des Basalstückes erst auf der Höhe des Scheitelpunktes der Kopfbeuge, oder weniges früher — jedenfalls beträchtlich weiter frontalwärts, als bei dem vorigen Embryo. Der hintere der so gebildeten Y-Arme theilt sich aber sofort von Neuem, und seine beiden Theilungsarme laufen fast rechtwinkelig aus einander, der hintere gleichfalls zu den Urwirbeln des späteren Rectus externus, der vordere zu dem hintersten Urwirbel der Mandibularhöhle. Der vordere Y-Arm des Basalstückes erweitert sich gleich nach der Spaltung zu einem ballonartigen Raum, dessen vordere Wandung über die Kopfbeuge hinaus bis zur dorsalen Grenze der Mandibularhöhle reicht und ihre vorderen Urwirbel einschließt. Der Unterschied der durch die primäre Spaltung hervorgerufenen Theile der Mandibularhöhle besteht also im Wesentlichen darin, dass die vordere Abtheilung einen ballonartig aufgeblasenen Hohlraum umschließt, während die hintere sich in zwei weitere Canäle gabelt.

Die gleiche Theilung in eine vordere einheitliche, blasenförmige Abtheilung und eine hintere gespaltene zeigt auch der nur 4 mm große Embryo (XXXVIII 77), unterscheidet sich aber von beiden Vorgängern durch den fast bis an den Ursprung gespaltenen Canal des Basalstückes. Auch bieten die Faltungen des oberen Theiles der Mandibularhöhlenwandung mancherlei sonderbare Bilder dar: Übergänge des Hohlraumes der vorderen ballonförmigen Abtheilung in den vorderen der beiden Canäle des hinteren Stückes, und ebenso Querverbindungen der beiden hinteren Canäle.

Bei einem halben Dutzend von 4 mm langen Embryonen zeigt sich mit geringen Abweichungen dieselbe frühe Spaltung des Basalstückes und die breite Entfaltung der secundären hinteren Theilstücke. Dagegen zeigt ein halbes Dutzend 5 mm langer Embryonen das einheitliche Basalstück sehr viel länger und die Spaltung erst auf der Höhe des oberen Theiles mehr oder weniger neben dem Scheitelpunkt der Kopfbeuge, wie die beiden zuerst geschilderten Embryonen. Offenbar hängt dies mit der stärkeren Knickung zusammen, welche an dem Scheitelpunkt der 5 mm langen Embryonen gegenüber den nur 4 mm langen zu erkennen ist. Dass in Folge dessen die Richtung des hinteren Schenkels der Kopfbeuge eine steilere ist, und dass zugleich, in Folge der Zunahme der Körpergröße, auch der ganze Mandibularbogen sich besonders in der Höhe ausdehnt, erklärt noch weiter die Verschiebung jenes Spaltungspunktes nach oben — müssen wir doch immer daran festhalten, dass die Vorderseite der Wandung des Basalstückes ursprünglich eine rein ventrale Bildung ist und der Einknickung der ventralen Ectodermwand des Vorderkopfes, also der Kopfbeuge folgend, sich so aufrichtet, dass die ursprünglich ventrale Begrenzung des Seitenplattenbezirkes der Mandibularhöhle zur vorderen, also frontalen Begrenzung wird. Dadurch wird der Winkel der Seitenplattencanäle, welche von den Urwirbeln der Mandibularhöhle ursprünglich ventralwärts gerichtet sind, nachdem sie erst von dem sich vorwölbenden Spritzlochsack nach vorn verdrängt wurden, ein immer spitzerer; die ursprünglich neben einander iegenden Einmündungen der Canäle in den ventralen Hohlraum drängen sich zusammen und verschmelzen mit ihren Wandungen; allmählich verschwinden diese verschmolzenen Wandungen, und statt ihrer tritt das mehr oder weniger einheitliche Basalstück auf; als letzter Rest der in dasselbe aufgegangenen Canäle bleibt eine verbreiterte Wandung zurück, die wir erst später in ihrer morphologischen Bedeutung näher kennen lernen werden.

Der ganze Umgestaltungsprocess der Mandibularhöhle sowohl vor als nach dem Zeitpunkt, wo die erste Einbiegung der Kopfbeuge an dem ursprünglich gerade gerichteten ventralen Ectoderm des Vorderkopfes sich geltend macht, besteht somit darin, dass das Zellmaterial der Seitenplatten, und natürlich auch die von ihm umschlossenen Hohlräume, eine ununterbrochene Verschiebung erleiden. Ihre ursprünglich den Vorderdarm gleichmäßig umfassende Lagerung verschiebt sich zunächst durch die Vorwölbung des Spritzlochsackes: diese Vorwölbung drängt das Seitenplattenmaterial von hinten nach

vorn zusammen; dabei erfährt die zwischen Rücken und Bauch in der Mitte liegende Partie die stärkste Dislocation und wird völlig aus ihrer Anfangslage verdrängt. Durch die schon vorher und gleichzeitig geschehende, fortgesetzt zunehmende Krümmung der Bodenplatte des Medullarrohres — also des späteren Zwischen- und Vorderhirns — wird der Raum für die Entfaltung der Mandibularhöhlenbestandtheile dorsal und frontal eingeengt, und durch die nun eintretende Einbiegung und schließliche Einknickung der ventralen Ectodermwandung behufs Herstellung der Kopfbeuge wird das ganze System der Canäle und Wandungen so verlagert, dass letztere den Eindruck hervorrufen, als seien sie ausschließlich dorsale Anhängsel eines mit den Muskelschläuchen der übrigen Visceralbogen seriell homologen, in der Hauptsache dorso-ventral gerichteten vordersten Muskelschlauches. Dies ist indessen nicht der Fall, und die genetische Gleichstellung der übrigen Visceralbogenschläuche mit dem Mandibularschlauch beruht theilweise auf einem Irrthum: erstere enthalten hauptsächlich laterale Zellmassen der Seitenplatten, letzterer dagegen hauptsächlich ventrale. Noch weniger aber darf man daran denken, den Adductor mandibulae mit den als Adductores arcuum visceralium benannten kleinen mittleren oder proximalen Theilstücken der Kiemenmuskelschläuche der übrigen Visceralbogen vergleichen zu wollen: ihnen gegenüber steht er durchaus isolirt und repräsentirt eine für sich bestehende gewaltige Muskelgruppe, von deren morphologischer Bedeutung nur im Anschluss an die Gesammtveränderungen des Vorderkopfes eine ausreichende Anschauung gewonnen werden kann.

Ich wende mich nun zu den weiteren Umgestaltungen der Componenten der Mandibularhöhlen — Umgestaltungen, die im Wesentlichen im Zugrundegehen einiger Abschnitte des Gesammtgebildes und in der Ausbildung des Überbleibenden zu sehr verschiedenartigen Muskeln des Kopfes und Auges bestehen.

Zu Grunde gehen die gesammten ursprünglich seitlich gelegenen Abschnitte der Seitenplatten, welche in die Bildung der primären und secundären Schenkel des Y aufgingen; zu Grunde geht ferner die ganze dorsale Partie der Seitenwandungen des Somitenabschnittes der Mandibularhöhle mit Ausnahme des vordersten und äußersten Abschnittes, welcher den zwei vordersten Somiten zugehört; zu Grunde geht auch das ursprünglich frontal gelegene Stück der ventralen Wandung, welches in dem vorderen Schenkel des Y enthalten ist.

Erhalten bleibt 1) die ganze ursprünglich ventrale Partie der Seitenplatten der Mandibularhöhle, in welche von Anfang an die Canäle der Seitenplatten, die von den Somiten herkommen, einmünden sollten, woran sie jedoch zuerst durch die Ausbildung des Spritzlochsackes, dann aber durch die immer stärker werdende Kopfbeuge und ihre translocirenden Einflüsse gehindert werden, um auf die frontal-dorsale Partie zusammengeschoben zu werden. Erhalten bleiben 2) die eigentliche Myotompartie aller die Mandibularhöhle zusammensetzenden Somite und 3) die seitlichen und oberen Wandungen der beiden, von mir angenommenen, vordersten Somite, aus welchen der M. obliquus superior hervorgeht, der also nach dieser meiner Auffassung Theilen zweier Metameren entspricht; aus den Myotomresten der gesammten Mandibularhöhle aber wird der vordere Theil des M. rectus externus, der somit ursprünglich aus einer langen, 6—8 Metameren zählenden Körperstrecke entsteht. Aus dem ventralen Theil der Seitenplatten endlich wird, wie schon oben gesagt, die gesammte Kiefermuskulatur.

Die einzelnen Schritte, die zu diesen Ergebnissen führen, will ich nur in Kürze angeben. Dass die Äquivalente zweier Metameren ihre Bestandtheile zur Bildung des M. obliquus superior abgeben, lässt sich mit Wahrscheinlichkeit an Stadien von 6—8 mm Länge, sowohl bei *Torp. ocellata* wie auch bei *T. marmorata* feststellen; wir sahen schon früher, dass der vordere Theil der Mandibularhöhle, welcher auf dem vorderen Schenkel des Y saß, aus den beiden vordersten Somiten der Gesammthöhle bestand, deren Vereinigung zu einer Höhle doch nur selten so weit geht, dass in den jüngeren Stadien der dorsale Contur nur aus einem und nicht vielmehr aus zwei Bogen hervorginge. Wir werden später sehen, dass das Ganglion ciliare gerade an der Stelle gelegen ist, wo diese beiden Bogen sich berühren. Und da diese beiden vorderen Somite nicht ganz auf gleicher Höhe liegen, so ist auch ihre laterale Wandung, welche hauptsächlich das Material für den M. obliquus superior hergiebt, so gelagert, dass die auswachsenden Zellen jedes Somits zunächst in einer von der des anderen gesonderten Richtung auswachsen, also die des am meisten frontal gelegenen frontalwärts, die des anderen mehr dorsalwärts (Taf. 2 Fig. 1 u. 2 *Ob.s*). So erscheint denn anfänglich der M. obliquus superior aus zwei gesonderten und verschieden gerichteten Partien bestehend, die indess sehr bald sich so zusammenfügen, dass man von diesem doppelten Ursprung nichts mehr gewahr wird. Hinzufügen muss ich indess,

dass dieser doppelte Ursprung durchaus nicht bei allen Embryonen der beiden *Torpedo*-Arten zu constatiren ist, dass vielmehr oft genug die Trennung der beiden vordersten Somite schon in jüngeren Stadien entweder nicht durchgeführt oder aber bereits beseitigt ist, wenn zur Bildung des Obliquus superior geschritten wird. Das kann aber die zahlreichen Fälle in ihrer Bedeutung nicht entkräften, wo der doppelte Ursprung scharf und bestimmt zu erkennen ist.

Während aber die Wandung der vordersten Somite der Mandibularhöhle eine so prägnante Weiterentwicklung erreicht, findet ein Gleiches mit den hinteren Somiten nicht statt, vielmehr beginnen an dieser Region der Mandibularhöhle Auflösungsprocesse Platz zu greifen. Gleichzeitig damit — ob vielleicht damit ursächlich zusammenhängend? — bilden sich auf der Innenseite der Mandibularhöhle eine große Fülle von theils wandungslosen, theils allmählich sich mit Wandungen versehenden Blutgefäßräumen, welche sich so stark geltend machen, dass sie die viscerale Wandung des oberen Theils der Mandibularhöhle vor sich her schieben und ihr Lumen erst einstülpen und dann langsam auflösen (Taf. 2 Fig. 6 *Gef* Fig. 10 u. 18; Taf. 3 Fig. 13, 15, 18 *Gef*). Verfolgt man also auf Sagittalschnitten diesen oberen Theil, so gewahrt man zunächst die beiden Abschnitte des M. obliquus superior, dann die dorsale Wandung der zugehörigen Myotomabtheilungen und darunter allerhand unbestimmt concentrisch angeordnete Zellen, eben die eingestülpte Visceralwandung der Gesammthöhle. Hierauf folgen Andeutungen von Blutgefäßlacunen mit Blutkörperchen und auch Querschnitte durch wirkliche Blutgefäße, während sowohl die frontale Vorderwand, als auch ein Theil der Hinterwand der Mandibularhöhle erhalten bleiben, und die ganze Unterbrechung der visceralen Wandung eben nur auf einem eng umschriebenen Gebiet stattfindet. Die dorsale Wandung, ebenso wie die gesammte übrig bleibende hintere Partie der Mandibularhöhle führt caudalwärts ohne Unterbrechung in die Somite der sog. III. Kopfhöhle der Autoren über, aus welcher allein, nach der bisher geltenden Anschauung, die Elemente für die Bildung des M. rectus externus herstammen sollten. Verfolgt man indessen mit einiger Aufmerksamkeit alle die hier beschriebenen Einzelheiten in der Entwicklung der Mandibularhöhle bei *Torpedo*, so wird man auch hier sofort gewahr, wie völlig irrig diese Auffassung ist, und wie vielmehr die gesammte obere Partie derselben bis dicht an die Prämandibularhöhle hin und mit Einschluss eines Theils des Zellmaterials der

Myotomabschnitte der vorderen Somite, aus denen der Obliquus superior hervorging, zu dem Aufbau des M. rectus externus verwendet wird. So erklärt es sich auch, wie schon hervorgehoben, dass der M. rectus externus sich an den Augapfel inserirt (Taf. 5 Fig. 7 *Rect.ext.*), denn bei der Vollendung der Kopfbeuge liegt der Augapfel dem Vordertheil der Mandibularhöhle so dicht an, dass letztere sogar in einer der Querebene des Kopfes parallelen Richtung verläuft, und nur der hintere Theil des Muskels seine ursprüngliche Längsrichtung beibehält. Als vorderen Theil des Rectus externus kann man füglich denjenigen Abschnitt bezeichnen, welcher in Stadien von 8—12 mm Länge vor dem Vorderrande des Trigeminus-Ganglions (Taf. 5 Fig. 8 u. 9), resp. des G. Gasseri gefunden wird, in dem Winkel, welchen hier das Gangl. Gasseri mit dem sog. Wurzelstiel des G. ciliare bildet. Dieser Theil der Mandibularhöhle zeigt später nicht nur einen ovalen Querschnitt, innerhalb dessen man noch lange, auch bei anderen Selachierembryonen, ein schmales Lumen erkennt, als letzten Rest des ursprünglich so großen Hohlraumes der ganzen Mandibularhöhle, sondern auch eine Höhenzunahme, welche auf das allerstärkste gegen die Partie contrastirt, welche aus den Somiten der III. Kopfhöhle stammt (Taf. 5 Fig. 8 *Rect.ext.* u. 11 *Rect.ext.Md.II*). Wie viele seiner Zellen zu Muskelfasern, wie viele zu Sehnen umgewandelt werden, geht uns hier nichts an — darüber mögen spätere Detailforschungen das Nähere feststellen.

Dass aber auch noch ein Abschnitt des hinter dem G. Gasseri verlaufenden Rectus externus der Mandibularhöhle zugehört, ergiebt sich aus dem Zusammenhange dieses Abschnittes mit dem vorderen Schenkel des secundären Y der Seitenplattencanäle, von denen auf pag. 34 ff. näher gesprochen ward. So lange diese Canäle noch bestehen (Taf. 5 Fig. 1—6), kann man das ganz bestimmt feststellen, ebenso wie man auch feststellen kann, dass die hinteren Schenkel des secundären Y von den hinteren Somiten der Mandibularhöhle, der hintere Schenkel des primären Y aber von den vorderen Somiten der III. Kopfhöhle der Autoren herstammen, während die Seitenplatten der hinteren Somite dieser III. Kopfhöhle in die Formation des Muskelschlauchs der Hyoidhöhle aufgehen (Taf. 5 Fig. 5 u. 6).

Der Auflösungsprocess des mittleren Theiles der Mandibularhöhle umfasst eben diese Canäle, d. h., wenn wir bei dem Bilde des Y verbleiben, die primären und secundären Schenkel, also die eigentlichen Seitentheile der Seitenplatten. Da aber in die Formation des vorderen Schenkels des primären Y auch das vorderste Stück

der ursprünglich ventralen Partie der Seitenplatten eingegangen ist, so wird auch das aufgelöst, und der eigentliche Adductor mandibulae der Autoren baut sich nur auf aus dem hinteren, resp. unteren und mittleren Abschnitt der ursprünglich ventralen Partie der Mandibularseitenplatten. Festzustellen, wie die Differenzirung dieser Partie in all die einzelnen, besonders eingehend von TIESING (Augen-, Kiefer- und Kiemenmuskeln der Haie und Rochen. in: Jena. Zeit. 30. Bd. 1895 pag. 84—97) beschriebenen Muskeln stattfindet, wäre gewiss eine dankenswerthe Aufgabe, würde mich aber an dieser Stelle zu weit von der Hauptaufgabe abführen; es möge mir nur erlaubt sein, noch einmal darauf hinzuweisen, dass meine früher gegenüber GEGENBAUR und VETTER geltend gemachte Auffassung von der Unthunlichkeit des Vergleichs und der Homologisirung des Adductor mandibulae mit den Adductores arcuum visceralium, auch dem Widerspruch TIESING's (vgl. pag. 87 Anm. und pag. 90) gegenüber zu Recht bestehen bleibt, und dass die Mandibularhöhlenmuskulatur, entwicklungsgeschichtlich gefasst, gegenüber den anderen Visceralbogenmuskeln ein Ding sui generis bleibt.

An den hinter dem G. Gasseri befindlichen Abschnitt der Mandibularhöhle schließen sich nun noch drei weitere Somite an, deren Bestandtheile in die Bildung des M. rectus externus aufgehen. Es ist sehr lehrreich, diese Verhältnisse beider *Torpedo*-Arten eingehend darzustellen, da auch hieraus wieder erhellen wird, welche Bedeutung die Embryologie dieser Gruppe für die Feststellung der Urgeschichte des Wirbelthierkörpers hat.

Ich habe schon oben erwähnt, dass die bisherige Auffassung, gestützt auf die Befunde bei *Pristiurus* und anderen Squaliden, den M. rectus externus als Äquivalent eines Somits, der III. Kopfhöhle, ansah. Nachdem ich aber in der 15. Studie die Bedeutung der Befunde an den Embryonen von *Torp. marmorata* hervorgehoben und für den Rectus externus eine Mehrheit von Myotomen in Anspruch genommen hatte, schloss sich zunächst KILLIAN mir für *Torpedo ocellata* an; SEVERTZOW aber widersprach und suchte für die gesammte Somitbildung des Vorderkopfes eine andere Auffassung einzuführen, die auf pag. 407—420 seiner Schrift aus einander gesetzt wird. Die Arbeit SEVERTZOW's ist mit Recht als eine objective, von möglichst geringer Voreingenommenheit zeugende geschätzt worden: wenn ich trotzdem gezwungen bin, seine Resultate fast durchgehends als irrig hinzustellen, so wird man unschwer erkennen, dass ich dabei auf sehr viel umfangreichere und die vorhandenen großen

Complicationen durchdringendere Untersuchungen gestützt verfahre. Ich werde weiter unten eine genaue Kritik der thatsächlichen Angaben und der darauf basirten Anschauungen Severtzow's geben, hier aber will ich durch genauere Darstellung der Entwicklungsweise des Rectus externus erweisen, dass derselbe, wie ich bereits mehrfach aussprach, nicht nur die Elemente von vier Mandibularsomiten in sich schließt, sondern auch noch 2—4 caudalwärts davon liegende Metameren umfasst, die von Severtzow als ein Metamer und allein den Rectus externus bildend angesehen werden.

Den klarsten Beweis einer solchen multiplen Composition des Rectus externus liefern Sagittalschnitte durch etwa 9—11 mm lange Embryonen von *Torp. marmorata*, wie ich einen auf Taf. 2 Fig. 10 abbilde. Ein solcher Schnitt zeigt zwischen Medullarrohr und Hyoidkiemenspalte vier in der Längsrichtung neben einander liegende, unregelmäßig rechteckige resp. ovale Körper, welche eine einschichtige Zellwandung und einen von dieser umschlossenen Hohlraum aufweisen. Der vorderste dieser Körper zeigt eine Verlängerung frontalwärts, und auf dem lateralwärts folgenden Schnitt erkennt man diese Verlängerung als einen ähnlichen Körper, der aber einen Theil der dorsalen Wandung der Mandibularhöhle bildet und als solcher mit Zellelementen in Zusammenhang steht, welche, wie wir oben sahen, aus der Auflösung der Seitenplattencanäle der Mandibularhöhle stammen (vgl. Taf. 2, Fig. 17, 18). Die mehr medialwärts geführten Schnitte zeigen weiter, dass auch von den beiden vordersten jener unregelmäßig rechteckigen Körper lose Zellmassen nach dem Bezirk der Mandibularhöhle hinführen, während von den beiden hinteren Körpern ähnliche Zellmassen zu dem muskelbildenden Schlauch des Hyoidbogens gerichtet sind.

Diese von einander mehr oder weniger deutlich getrennten Körper lassen sich nun mit Sicherheit auf die von Anfang an, d. h. schon bei Embryonen von 2—3 mm Länge beobachteten und in der 18. Studie auf Taf. 6 Fig. 2 u. 3 abgebildeten, über dem Spritzlochsack gelagerten Urwirbel zurückführen. Sie sind durch die jetzt erweiterte Räumlichkeit des Vorderkopfes auch ihrerseits zu freierer Entfaltung gelangt und befinden sich nun in einer solchen Lage, dass sie auch dem Unerfahrenen sofort den Eindruck von vier in den Vorderkopf verlagerten Urwirbeln machen. Auf den Stadien von 4—8 mm Länge sieht man nun deutlich, dass von ihnen die Seitenplattenabschnitte ausgehen, welche theils in die Bildung der Hyoid-, theils in die der Mandibularhöhle aufgehen, dann aber

bei Embryonen von 8—9 mm Länge als geformte Bestandtheile zu Grunde gehen oder zur Bildung der knorpeligen Schädelgebilde Verwendung finden.

Da aber die beiden vordersten dieser vier Körper durch ihre Seitenplattenabschnitte zu der Bildung der Mandibularhöhle gehören, so folgt daraus schon von selbst, dass es sich bei diesen vier Körpern nach den über derlei Bestimmungen herrschenden Begriffen der traditionellen Morphologie nicht um ein Metamer handeln kann: es müssten wenigstens zwei sein, dessen vorderes in den Verband der Mandibular-, das hintere in den der Hyoidhöhle aufgehe. Es ist aber überflüssig, noch länger auf diese alten Vorstellungen Rücksicht nehmen zu wollen: sie sind mit mehr oder weniger Gewalt den ontogenetischen Thatsachen aufgezwungen worden, welche auch an dieser Stelle durch das Dogma von der »ursprünglicheren« Natur der Haie zu falschen Schlüssen gedrängt wurden. Wir werden später sehen, dass bei den Haien, so weit sie bisher bekannt wurden, die III. Kopfhöhle aus einer in die Länge gezogenen Blase besteht, und dass gelegentliche Varianten unbeachtet blieben. An *Torpedo* aber appellirte man nicht, obwohl gerade bei *Torpedo* Gründe dafür zu finden waren, dass in der That nicht ein, sondern drei bis vier Metameren in der III. Kopfhöhle der Autoren stecken, und dass diese Metameren sich eng an die davor gelagerten, gleichfalls in der Vierzahl in der Mandibularhöhle enthaltenen Metameren anschließen, so zwar, dass es zweifelhaft und dem persönlichen Ermessen frei gestellt bleibt, ob der vorderste jener in Taf. 2 Fig. 10 u. 11 abgebildeten Urwirbel mehr zu der III. Kopfhöhle der Autoren oder zu der Mandibularhöhle zu rechnen sei. Und dieser Zweifel allein reicht schon hin, zu beweisen, dass weder die III. Kopfhöhle noch die Mandibularhöhle den Anspruch haben, als einheitliche Formationen des Vorderkopfes angesehen zu werden.

Nun muss freilich zugegeben werden, dass nicht alle Embryonen von *T. marmorata* oder von *T. ocellata* diese Vierzahl so deutlich erkennen lassen, wie der auf Taf. 2 Fig. 10 abgebildete. Immerhin sind aber solche deutliche Bilder durchaus nicht selten, und auch die weniger deutlichen lassen fast immer erkennen, dass es sich um eine Vielzahl von Componenten handelt. Der Embryo XXXIII 214 ist fast ebenso klar wie 211; er misst gleichfalls 10 mm Länge. Embryo XXXIII 234 von 9 mm Länge weist dieselbe Klarheit auf, dagegen ist Embryo 236 weniger deutlich und zeigt die einzelnen Componenten miteinander in größerem Zusammenhange stehend.

Embryo 208 von 11 mm Länge (Taf. 2 Fig. 18) zeigt die hinteren Urwirbel ziemlich frei liegend, aber die vorderen zu einem gemeinschaftlichen Hohlraum verschmolzen, wodurch also in gewissem Sinne die Mandibularhöhle weiter nach hinten ausgedehnt erscheint. Bei den meisten 7—8 mm langen Embryonen ist noch keine deutliche Trennung der einzelnen Componenten erfolgt; Embryo 205 von 10 mm zeigt dagegen, abweichend von den anderen, eine Verschmelzung der hinteren Componenten — kurz, es ist keine durchgreifende Bestimmtheit vorhanden. Prüft man nun die weitere Entwicklung auf Stadien von 10—20 mm Länge, so gewahrt man, dass die Gesammtmasse des Muskels allmählich immer weiter nach vorn vorzurücken scheint: während anfänglich das hinterste Somit, welches an seiner Bildung betheiligt ist, bis hinter den Facialis reicht, sieht man, dass auf späteren Stadien das Hinterende des Rectus externus nur noch hinter dem Trigeminus zu erkennen ist, die Hauptmasse des Muskels aber neben und vor dem Trigeminus gefunden wird. Nach den alten Anschauungen konnte diese Thatsache sich nur so erklären lassen, dass der Muskel »gewandert« sei; denn da der Trigeminus die Mandibularhöhle kreuzt, die III. Kopfhöhle aber hinter der Mandibularhöhle liegt, war eine andere Erklärung nicht möglich. Nach unseren Beobachtungen verläuft jene scheinbare Umlagerung des Rectus externus wesentlich anders: die hintersten Partien, also die ursprünglich neben und vor dem Facialis gelegenen, verfallen z. Th. einem langsam fortschreitenden Auflösungsprocess, und erst diejenigen Theile, welche der Mandibularhöhle von Hause aus angehören, und die, welche unmittelbar darauf folgen, bilden den Körper des eigentlichen M. rectus externus.

Diese von hinten her zunehmende Auflösung der ursprünglich und noch bei 10—11 mm langen Embryonen die Substanz des Rectus externus bildenden Somite ist übrigens kein irgendwie auffälliges Ereignis; sie schließt sich vielmehr principiell dem Vorgange der Somitauflösung an, welche vor und hinter der Ohrblase stattfindet: hätten die Mandibularhöhlen-Urwirbel nicht Beziehungen zum Auge und in dessen Bewegung eine neue Function gefunden, so wären sie sicherlich auch dem Untergange verfallen, und vielleicht wäre dann nicht einmal mehr im Embryo eine Andeutung ihrer ursprünglichen Beschaffenheit übrig geblieben.

Gegenüber der von mancher Seite aufgeworfenen Frage, ob die eigentliche Muskelfaserbildung des Rectus externus im Einklang mit der bei den Rumpf- und Occipitalsomiten beobachteten, also nur in

der visceralen Lamelle derselben vor sich gehe, vermag ich eine ausreichend sichere, auf unmittelbare Beobachtung gestützte Antwort nicht zu geben. Es ist nicht leicht, den Antheil der einzelnen Zellbezirke, welche von Haus aus in die Bildung des Rectus externus aufgenommen werden, mit Bezug auf die Muskelfaserbildung zu controlliren. Sicher ist, dass noch bei Embryonen von 15—17 mm Reste der Urwirbelhöhlen im Inneren des dann schon Fasern aufweisenden Muskels wahrgenommen werden, und es scheint, dass diese Fasern auf der lateralen wie visceralen, resp. wo es sich um das vorderste Stück des Muskels handelt, auf der frontalen und caudalen Peripherie dieser Höhlenreste gefunden werden; welche Verlagerungen aber bei der vielfältigen Verschiebung Platz gegriffen haben können, wage ich nicht zu entscheiden und lasse desshalb die Frage offen, ob beide Wandungen Muskelfasern bilden. Sollte aber auf Grund einer solchen Discrepanz zwischen der Muskelbildung im typischen Rumpfwirbel und im Rectus externus Widerspruch gegen ihre serielle Homologisirung erhoben werden, so will ich gleich hier aussprechen, aber erst viel später ausführlich rechtfertigen, dass die Gründe, auf welchen ein solcher Widerspruch basirt, meiner Auffassung nach nicht die Tragweite haben, welche ihnen von mancher Seite beigelegt wird. Es ist in keiner Weise erwiesen, dass die gegenwärtig an Rumpfsomiten beobachteten Differenzirungen von Anfang an dieselben gewesen und keine Veränderungen durchgemacht hätten; es ist noch weniger erwiesen, dass die Metameren des jetzigen Kopfes keine andere Vergangenheit hätten haben können, als die des jetzigen Rumpfes: es ist vielmehr wahrscheinlich, dass beide Kategorien von Metameren von einer ursprünglicheren abgeleitet werden müssen, welche eine verschiedenartige Ausbildung nach mehr als einer Richtung ermöglichte, und dass vielleicht die jetzigen Rumpfmetameren in mannigfacher Beziehung von jenem gemeinsamen Typus mehr abweichen, als die Kopfmetameren. Unterschiede in der Ausbildung der einzelnen Abschnitte präjudiciren desshalb nicht a priori die Anerkennung ihrer ursprünglichen serialen Homologie; eine ausreichende Erörterung dieser Frage lässt sich aber erst geben, wenn nach weiteren Darlegungen über die Gesammtentwicklung des Vorderkopfes ein einigermaßen gesicherter Boden gefunden sein wird, von dem aus mit mehr Aussicht auf Erfolg diese Frage erörtert werden kann.

Die Bildung des M. rectus externus verläuft bei *T. ocellata* durchaus ähnlich wie bei *T. marmorata*; nur möchte ich bemerken.

dass ich genau so deutliche Scheidungen in einzelne blasenförmige Würfel, wie bei der letzteren Art vorkommen, bei *T. ocellata* nicht gefunden habe. Immerhin wird aber Derjenige, welcher Stadien von 3—13 mm in lückenloser Folge untersucht, fast wörtlich die Darstellung, welche ich von der Entwicklung dieses Augenmuskels bei *T. marmorata* gegeben habe, auch für die Embryonen von *T. ocellata* bestätigt finden und damit einen wichtigen Unterschied constatiren können gegenüber der Entwicklungsweise dieser Theile bei den Squaliden. Erst bei Stadien von 6—8 mm Länge fängt auch bei *T. ocellata* die Auflösung der von Anfang an über dem Spritzlochsack zusammengedrängten und mit einander eng verbundenen kleinen Somite an, deren vordere mit den Seitenplatten der Mandibularhöhle, deren hintere, den Facialis berührende, ja fast unter ihm liegende, mit denen der Hyoidhöhle in Zusammenhang stehen. Diese ursprünglich zusammenhängende Masse lockert sich, sobald durch das Anwachsen des Vorderkopfes und das Stärkerwerden der Hirn- und Kopfbeuge mehr Raum geschaffen wird; mit der Lockerung geht auch eine Art von Auflösung einzelner Abschnitte, besonders der verbindenden, zu den Seitenplatten führenden Theile Hand in Hand, gleichzeitig aber vergrößert sich der Innenraum jedes einzelnen der bisher zusammengepferchten Somite, so dass ähnliche Structuren sichtbar werden, wie wir sie bei *T. marmorata* beschreiben und abbilden konnten; und wenn so die Anzahl der ursprünglich hier angelegten, z. Th. auch der Mandibularhöhle angehörigen Somite deutlicher wird, so lässt sich auch hier wieder mit Sicherheit constatiren, dass die Elemente, aus denen der Rectus externus sich aufbaut, auch die vordersten Abschnitte der Mandibularhöhle in sich fassen, welche bis dicht an das Hinterende der Prämandibularhöhle hinanreichen und dorsalwärts mit den zum Obliquus superior sich umgestaltenden Abschnitten der Mandibularhöhle in ursprünglichem Zusammenhang stehen. Dass über Letzteres keine Spur eines Zweifels bestehen bleiben kann, lehren die Stadien von 8—16 mm Länge. Jeder, der mit der Entwicklungsgeschichte des Vorderkopfes der Selachier einigermaßen bekannt ist, weiß, dass die Mandibularhöhle außen von dem Ganglion Gasseri gekreuzt wird, von welchem ein weiterer commissuraler Nervenstrang nach vorn zum G. ciliare führt; zwischen beiden streckt sich der M. obliquus superior nach außen und oben, während das Ganglion ciliare ebenso die Prämandibularhöhle kreuzt, wie das G. Gasseri die mandibulare. Sieht man sich nun Sagittalschnitte eines *T. ocel-*

lata-Embryos von 16 mm Länge an, so findet man die commissurale Verbindung zwischen beiden Ganglien beträchtlich verkürzt, unter derselben aber, also zwischen den Ganglien, eine Muskelmasse, deren Faserrichtung schräg von innen nach außen geht, und die erst hinter dem G. Gasseri die Richtung von vorn nach hinten einschlägt. Diese Muskelmasse ist der Rectus externus, der also eine Knickung aufweist. Seine vordersten und zugleich äußersten Fasern oder Zellen erstrecken sich bis in die nächste Nähe des Auges, das aber in diesem Stadium noch keine irgendwie deutlich abgegrenzte Sclera besitzt, sondern nur von einem Gemisch von Mesenchymzellen umgeben ist, deren Abstammung vom Mesoderm oder Mesectoderm erst durch genauere Untersuchungen festgestellt werden muss. Es ist aber bemerkenswerth, dass diese vorderste, nach außen gerichtete Muskelmasse des Rectus externus von einem äußeren Aste des N. abducens ebenso innervirt wird, wie die hintere, innere, rostro-caudalwärts gerichtete von einem inneren Aste versorgt wird; beide Äste verschmelzen bei dem 16 mm langen Stadium zu dem Stamme des Abducens, der aber bei diesem Embryo kaum so dick erscheint, wie einer der beiden von ihm ausgehenden Äste. Der Stamm des Abducens läuft dann nach innen und schließlich nach hinten, bis er mit drei oder vier Wurzelsträngen auf der Höhe des Ohres in das Vorderhorn des Nachhirns einmündet, d. h. von dort ausgeht.

Es ist wichtig, gleich an dieser Stelle Fälle zu erwähnen, die noch weiteres Licht auf die hier stattgefunden habenden phylogenetischen Ereignisse werfen. Der Embryo XXXIX 689 von 17 mm Länge zeigt eine bemerkenswerthe Variante in den Verhältnissen des Rectus externus. An der Stelle, wo der rostro-caudalwärts gerichtete hintere Abschnitt dieses Muskels in den vorderen quer nach außen und vorn gegen den Augapfel gerichteten übergeht, nimmt dieser Muskel plötzlich eine durchaus ungewöhnliche Höhe an (Taf. 5 Fig. 7—11), d. h. sein dorso-ventraler Durchmesser wird 5 bis 6 mal länger als sein Breitendurchmesser, während in den normalen Fällen der Unterschied etwa 1 : 3 ist. Blickt man genau hin, so sieht man, dass dieses hohe Stück des Rectus externus, wenn man es Schnitt für Schnitt weiter nach der Außenseite des Embryos hinter dem Augapfel verfolgt, direct in den vorderen Theil der Mandibularhöhle übergeht, von welchem an der äußersten Spitze seitlich der Obliquus superior abging. Wäre der letztere Muskel nicht von seinem Ursprung abgelöst und weit nach oben und vorn über den Augapfel

hinüber gewachsen, so würde dieses hohe Stück des Rectus externus als Verbindungsstück bis in den Obliquus superior hineinführen, freilich unter der Commissur, welche Ganglion Gasseri und G. ciliare verbindet.

Ähnlich sind die Verhältnisse bei dem Embryo XL 739 von 18 mm Länge, wenn auch das vordere Stück nicht ganz so groß ist wie bei dem vorigen.

c. *Scyllium canicula.*

In den jüngsten Stadien sind die Unterschiede zwischen Embryonen von *Scyllium* und denen von *Torpedo* nicht von irgend welcher Bedeutung: auch bei *Scyllium* reicht das geschlossene Vorderende des Entoderms bis dicht an die Spitze des Vorderkopfes, der aus der Bodenplatte des Medullarrohres gebildet wird, die abgerundet in das frontale Ectoderm umbiegt, welches seinerseits in das ventrale Ectoderm sich fortsetzt und nach kurzem Verlauf auf den Dotter umbiegt — genau so wie bei *Torpedo*. Die Unterschiede treten erst in die Erscheinung, wenn es sich um die Gestaltung der Wandung der verschiedenen »Kopfhöhlen« handelt. Diese Unterschiede erkennt man am besten an Stadien von 3—6 mm Länge. Während bei Embryonen von *Torpedo* die Wandungen der Mandibularhöhle in diesen Stadien alle jene Faltungen, Canäle und Halbcanäle aufweisen, welche auf pag. 34 ff. beschrieben und auf Taf. 2 und 4 abgebildet wurden, zeigen die entsprechenden Stadien von *Scyllium canicula* nichts von alle dem, sondern nur eine große Blase, welche dorsal-frontalwärts sich ausbreitet, ventral-caudalwärts aber sich verschmälert und mit den dahinterliegenden Kopfhöhlen zur Bildung des Pericardialsackes eben so zusammenwirkt, wie bei *Torpedo*: das bisher als typisch angesehene und beschriebene Bild der Mandibularhöhle.

Und in der That: typisch mag es auch erscheinen, so lange man nur Squaliden vor sich hat. *Mustelus*, *Acanthias*, *Spinax*, *Heptanchus*, *Galeus*, *Pristiurus*, *Scymnus* — alle stimmen mehr oder weniger in der Gestaltung der Mandibularhöhle nach diesem Typus überein; nur die beiden *Torpedo* und außer ihnen noch *Raja*, wie wir weiter unten sehen werden, weichen von dieser typischen Gestaltung erheblich ab; und *Raja* wiederum auch von *Torpedo*. So ergiebt sich also ganz von selbst die Frage, ob diese Abweichungen als unwesentliche Varianten aufzufassen seien oder eine tiefere Bedeutung haben und Licht auf ursprünglichere Zustände des Vorderkopfes zu werfen geeignet erscheinen. Es ist desshalb

von Interesse, auch von jeder Art der oben genannten Squaliden eine Anzahl von Embryonen näher anzusehen, um Material zur Entscheidung dieser Frage zu gewinnen.

Bei Embryonen von 2 mm Länge, z. B. XXXVII 562, zeigt sich die ganze Strecke des Mesoderms von den Occipitalsomiten nach vorn ohne irgend welche deutliche Einschnitte, die bestimmten Somiten zugewiesen werden könnten. Ich habe das schon in der 18. Studie pag. 53 ff. hervorgehoben und auf die Unterschiede im Verhalten von *Torpedo* hingewiesen. Nur eine gewisse Unregelmäßigkeit in der Gestaltung der Mesodermlamellen und der Hohlräume zwischen ihnen ließe sich vielleicht noch als letzter Rest einer früheren *Torpedo* ähnlichen Gestaltung des Vorderkopfmesoderms auffassen, insofern letzteres besonders über dem vordersten Ende des Entodermsackes, wo derselbe bereits von dem Mesoderm geschieden ist, gewisse Wölbungen zeigt, die durch ihre Kürze und Aufeinanderfolge an die deutlicheren Abschnitte bei *Torpedo* erinnern, zumal an die vordersten Theile der Mandibularhöhle, bei denen durch die spätere Umgestaltung des Vorderkopfes mittels der Hirn- und Kopfbeuge die Berührung ventraler und dorsaler Theile des Mesoderms durch Ausschaltung der lateralen eine unmittelbare wird. Anfänglich, ehe noch das Medullarrohr geschlossen ist, und auch noch im ersten Beginn der Kopfbeuge liegt die ventrale Lamelle der späteren Mandibularhöhle der noch ungeknickten ventralen Ectodermwandung und zugleich der Längsebene des Körpers parallel, und der Hohlraum zwischen den beiden Mesodermlamellen ist sehr gering, ja an verschiedenen Stellen berühren sie sich noch mit einander. Sobald aber das Medullarrohr sich schließt, der vordere Neuroporus verstreicht und das Vorderhirn sich ventralwärts ausdehnt und umbiegt, vergrößert sich auch der Hohlraum zwischen den Lamellen der Mandibularhöhle, d. h. letztere weichen mehr aus einander. Dies können sie natürlich nur darum thun, weil der Gesammtkörper an Größe und Umfang zunimmt, so dass die durch Hirn- und Kopfbeuge bewirkte Beschränkung des Innenraums am Vorderkopf ausgeglichen wird. Wir sahen dieselben Verhältnisse bereits bei *Torpedo*-Embryonen in Wirksamkeit: dort aber hatten sie zur Folge eine Verschränkung und Zusammenschiebung der inneren Wandungsbestandtheile der Mandibularhöhle, welche zur Bildung so und so vieler Halbcanäle und differenzirter Hohlräume führte, von denen hier bei *Scyllium* keine Spur vorgefunden wird. Die Wandungen der Mandibularhöhle umziehen eine stets wach-

sende, einheitliche Höhle ganz glatt, und nur dorsal- und frontalwärts wuchert die Wandung an ihrer Außenseite und liefert das mesodermale Zellmaterial, aus welchem später Bindegewebsformationen des Vorderkopfes hervorgehen.

Je mehr sich aber die Kopfbeuge geltend macht und die ventrale Ectodermwand des Vorderkopfes erst concav eingebogen, dann aber mit rechtem und schließlich ganz spitzem Winkel eingeklemmt wird, um so mehr richtet sich die Mandibularhöhle auf, so dass durchaus in gleicher Weise, wie bei *Torpedo*, die ursprünglich ventrale Wandung sich frontal stellt und wie ein Stiel oder Handgriff für die darüber befindliche große Blase erscheint. Während man aber bei *Torpedo* diese ganze Formation einem Y vergleichen konnte, dessen hinterer Schenkel sich noch weiter spaltete, ist hier bei *Scyllium* von alledem keine Spur zu sehen — nur eine große Blase sitzt auf dem unteren Stiel, und ihre beiden Wandungen bilden die Materialien, aus welchen in späteren Stadien die verschiedenen Muskeln hervorgehen, die wir schon bei *Torpedo* als Produkte der Mandibularhöhle kennen gelernt haben. Und diese Blase scheint immer noch weiter gedehnt zu werden und mit den Nachbarblasen, d. h. der Prämandibularhöhle und der III. Kopfhöhle der Autoren, aus welcher nach bisheriger Auffassung der Rectus externus gebildet werden sollte, den hauptsächlichen Innenraum des Vorderkopfes einzunehmen — zu welchem Zwecke, oder welcher Function des embryonalen Lebens dienend, bleibe dahingestellt — bis bei Stadien von 10 und mehr Millimeter Länge zunächst der »Stiel«, also derjenige Theil der Mandibularhöhle, aus welchem die Muskelgruppe des Adductor mandibulae hervorgeht, sich abplattet — dabei freilich zugleich auch länger und breiter wird — dann aber auch die große Blase ihre Ballongestalt einbüßt, sich gleichfalls schräg in die Länge streckt, die oberen und äußeren Partien ihrer Wandung als Material des Obliquus superior abgibt und sich mit dem Rest ihrer Wandungen unter anfänglicher Beibehaltung eines schmalen, ovalen Hohlraums zum eigentlichen Körper des Rectus externus gestaltet, der mit seinem hinteren Abschnitt die Materialien der III. Kopfhöhle aufnimmt, während gleichzeitig die Prämandibularhöhle sich zu den übrigen Augenmuskeln differenzirt. Bei Embryonen von 15 mm Länge ist also von der ganzen großen Blase der Mandibularhöhle nur noch die kleine Höhle des Rectus externus erhalten, bei 16—17 mm großen Embryonen verstreicht sogar auch diese — und dann haben wir bei *Scyllium canicula* genau dieselben

Gebilde gewonnen, wie bei *Torpedo*, trotzdem die Entwicklung und Differenzirung der Mandibularhöhle bei beiden Typen der Selachier eine gründlich verschiedene war — ebenso verschieden, wie die Bildung der Occipitalsomite in diesen beiden Gruppen.

In der 21. Studie habe ich auseinander zu setzen gesucht, dass *Torpedo* bei der Bildung der Occipitalsomite ursprüngliche Verhältnisse genauer recapitulirt, als nicht nur *Scyllium*, sondern die sämmtlichen Squaliden, *Heptanchus* eingeschlossen. Die Bildungsweise der Occipitalsomite von *Mustelus*, *Scyllium*, *Pristiurus* ließ sich auf die von *Torpedo* reduciren, nicht umgekehrt: allerhand Varianten der Squaliden-Occipitalentwicklung deuteten auf Vergangenheiten ihrer Somitbildung, welche sich der der Batoiden annäherte und sie voraussetzte, nicht umgekehrt.

Es dürfte nun nicht nur interessant, sondern geboten sein, nachzuforschen, ob ähnliche Beziehungen zwischen der Bildung des Vorderkopfmesoderms von *Scyllium* und *Torpedo* bestehen, oder ob die Gestaltung der Mandibularhöhle von *Scyllium*, im Gegensatz zu der der Occipitalsomite, etwas Primitiveres bildet, wie sie ja jedenfalls etwas Einfacheres darstellt. Da es sich aber zugleich auch um die Entwicklungsgeschichte des M. rectus externus handelt, dessen Bildung mit der bei *Torpedo* verglichen werden muss, so wird die ganze prootische Mesodermbildung — zunächst freilich mit Ausschluss der Prämandibularhöhle — beider Gruppen mit einander zu vergleichen sein; zu diesem Behufe werde ich mich der numerischen Bezeichnungsweise van Wijhe's bedienen für die zwischen Mandibularhöhle und Occipitalsomiten resp. der Ohrblase gelegenen Abschnitte des Mesoderms.

Bei dem 6 mm langen Embryo XXXV 1 findet sich die III. Kopfhöhle aus zwei sehr ungleich großen Abschnitten zusammengefügt: der umfangreichere liegt der Mandibularhöhle unmittelbar an und besteht aus einer schräg von innen nach außen gerichteten Blase, an welche sich caudalwärts eine kleinere Blase so ansetzt, dass zwischen beiden Blasen eine Communication stattfindet. Die ventralen Abschnitte der größeren, vorderen Blase gehen in die Zellmassen des unteren Abschnitts der Mandibularhöhle über, während die der kleineren Blase in die Bezirke des Hyoidbogens einmünden. Übrigens ist die vordere, größere Blase nicht ein reiner Ballon, sondern an ihrer hinteren Circumferenz bemerkt man noch eine kleine Ausstülpung, die wie eine Nebenblase der größeren aufsitzt.

An der Mandibularhöhle ist keine Variante zu sehen: die Ballongestalt der oberen Höhle ist durchaus normal.

Eine ähnliche Configuration der III. Kopfhöhle zeigt XXXVII 462, gleichfalls von 6 mm Länge, wo sie ebenso deutlich aus zwei zusammenhängenden, aber in der Größe weniger unterschiedenen Blasen besteht. Caudalwärts fügt sie sich einem weiteren Theil des Mesoderms dicht an, welches aber nicht mehr als Somit, sondern bereits zu »Mesenchym« aufgelöst erscheint. Beide Blasen gehen mit ihren Seitenplattenabschnitten in verschiedene Visceralbögen über, wie bei dem vorigen oder, kürzer gesagt, wie bei allen Selachiern.

Bei älteren Embryonen verschwindet diese Andeutung der Composition der III. Kopfhöhle aus zwei verschieden großen Blasen, und es bleibt nur eine einzige ovale, mitunter fast rechteckige, lang gezogene Blase übrig, wie sie als typisch bisher angesehen und für alle morphologischen Deutungen verwerthet worden ist. Schon bei dem 7 mm messenden Embryo XXXVII 751 ist nur noch auf der einen Seite eine letzte Andeutung der Abgrenzung der hinteren Blase zu erkennen, während die Gesammtformation von III als einheitliche Blase sich auf der anderen Seite bereits voll geltend macht. Und alle nächst größeren Embryonen zeigen diese einheitliche, gestreckte Ballonform ungebrochen; erst bei einer Länge von 11—13 mm fängt die Ballongestalt von III an, sich zu verändern: die Differenzirung der Zellen ihrer Wandung nimmt ihren Anfang. Darüber aber soll erst später, im Zusammenhange mit der definitiven Ausgestaltung der Mandibularhöhle, gehandelt werden. Hier kam es mir nur darauf an, den Zeitpunkt zu bestimmen, von welchem an die III. Kopfhöhle als einheitliche Blase auftritt, als welche sie von der traditionellen Auffassung überhaupt angesehen und als den Rumpf- resp. Occipital-Urwirbeln homologes Gebilde gleich geachtet ward. Dieser Zeitpunkt tritt bei *Scyllium canicula* mit der Gesammtgröße des Embryos von 6—7 mm ein.

Um das Zustandekommen dieser Blasengestalt zu verstehen und zu erfahren, welche ursprünglicheren Verhältnisse ihr zu Grunde liegen, müssen wir uns also an jüngere Stadien halten und von 6 mm langen Embryonen rückwärts gehen. Und in der That finden wir schon bei Embryonen von 5,5 mm wesentlich andere Verhältnisse, die uns vielleicht einige Aufklärungen geben.

Embryo XXXVII 183 zeigt auf Sagittalschnitten das Folgende. Vor der Glossopharyngeuswurzel liegt die ovale Ohrblase mit ihrem

Wulst von Acusticuszellen. Unter diesen beiden Gebilden befindet sich der Hyoidkiemensack, der mit gerader, abgeplatteter dorsaler Wandung eine mesodermale Gewebsmasse ventral begrenzt, welche sich zwischen ihm und der Ohrblase erstreckt und den Zusammenhang der Occipitalsomite mit den Elementen der III. Kopfhöhle herstellt. Ventrale Abschnitte des hinteren Theils dieser Mesodermmasse gehen mit solchen der vordersten Occipitalsomite zusammen in den dritten Visceralbogen, der vom Glossopharyngeus innervirt wird, hinein, während die vorderen Theile solche ventrale Zellmassen in den Hyoidbogen eintreten lassen, wo sie mit ähnlichen Ausläufern des hinteren Theils der III. Kopfhöhle zusammentreffen. Während diese mesodermale Gewebsmasse auf den Stadien, die 6 mm und mehr an Größe haben, immer indifferenter und gestaltungsloser wird und sich zu Mesenchym resp. zu lockerem Bindegewebe auflöst, aus welchem später der Knorpel der oticalen Schädelbezirke hervorgeht, zeigt sie auf Stadien, welche wie XXXVII 480 5 mm, 479 4 mm, 484 3,5 mm und 486 3 mm Länge haben, schrittweise mehr Gestaltung in der Weise des gesammten Kopfmesoderms, wie es auch bei den Occipitalsomiten sich anfänglich darstellt; und man kann ohne Zwang in dieser Gewebsmasse die, freilich undeutlichen, Anzeichen einer ursprünglich klarer geformten Anlage wenigstens d r e i e r Urwirbel erkennen, welche sich den ebenfalls bereits undeutlich gewordenen vordersten Occipitalurwirbeln anschließen. Erinnern wir uns der Darstellungen des Vorderkopfmesoderms bei *Torpedo*, welche ich in der 15. Studie und auf den Abbildungen der 18. gegeben habe (Taf. 6 Fig. 1—4), ebenso wie Killian und Severtzow dieselbe theils beschrieben, theils abgebildet haben, so werden wir nicht zweifeln können, dass die hier von *Scyllium canicula* beschriebene Partie des Vorderkopfmesoderms mit der aus sehr viel deutlichern Urwirbeln bestehenden bei *Torpedo* identisch sei; auch bei *Torpedo* geht aus diesen Urwirbeln keinerlei dauernde Muskulatur, sondern ebenfalls nur Bindegewebe und Knorpel hervor. Die herkömmliche Bezeichnung dieser Mesodermpartie geschah nach van Wijhe'schem Vorgange durch die römischen Nummern IV und V, wobei aber V bereits mit dem vordersten Theile der Occipitalsomite verbunden erschien. Die Grenzen, welche für IV und V angenommen wurden, waren ziemlich willkürlich bestimmt — fehlte es doch durchaus an einem soliden Criterium, das außer der Branchiomerie hinreichend stabil gewesen wäre.

Ebenso aber, wie bisher für IV und V keine sichere Begrenzung

und keine sichere Reduction auf primitivere, also wirkliche Urwirbelbildungen gefunden ward, blieb es auch bei der Begrenzung der III. Kopfhöhle bei ziemlich unsicheren Bestimmungen sowohl ihres Ursprunges und ihrer Zusammenhänge als auch ihrer definitiven Structur und functionellen Bedeutung. Denn, wie wir schon mehrfach ausgesprochen haben: die traditionelle Auffassung, dass aus der III. Kopfhöhle der eigentliche M. rectus externus hervorgehe, ist irrig, der hauptsächlich functionirende Rectus externus ist zu einem beträchtlichen Theile ein Product der Mandibularhöhle, nur sein basaler, dem Schädel sich inserirender Abschnitt enthält Zellderivate der III. Kopfhöhle, deren hintere Bestandtheile indess, wie die sog. Kopfhöhlen IV und V sich auflösen und zu bindegewebigen Bildungen werden — was ja auch bei *Torpedo* stattfindet.

Worin sich aber die III. Kopfhöhle bei *Torpedo* von der bei *Scyllium* wesentlich unterscheidet, das ist die Beibehaltung deutlich geschiedener Urwirbelbildungen in Stadien, welche der eigentlichen Muskelfaserbildung des Rectus externus vorausgehen. Auf pag. 42 ff. habe ich beschrieben, dass bei *Torpedo*-Embryonen von 10 mm Länge die Urwirbel, welche der III. Kopfhöhle entsprechen, nicht nur nicht, wie bei den Squaliden, zu einer ballonartigen Blase verschmelzen, vielmehr alse ine Anzahl getrennter Bestandtheile sich der Reihe nach neben resp. vor einander hinstellen, und dass der vorderste dieser Bestandtheile den directen Zusammenhang mit dem hintersten Urwirbel der Mandibularhöhle behält und von dem Stamm des G. Gasseri außen gekreuzt wird. Diese bei *Torpedo* durch eine Anzahl deutlich getrennter Urwirbel repräsentirte III. Kopfhöhle lässt am besten erkennen, welche Bildungen als Grundlage der bei Squaliden bestehenden ballonförmigen III. Kopfhöhle vorausgesetzt werden müssen, und lässt die Bedeutung der Formationen erkennen, welche bei Embryonen von 2—6 mm Länge als Vorstadien jener ovalen Blase auftreten. Ähnlich wie die auf der vorigen Seite beschriebene Mesodermpartie zwischen Ohrblase und dorsaler Begrenzung des Hyoidkiemensackes ist auch anfänglich die der III. Kopfhöhle zu Grunde liegende Mesodermpartie gestaltet; statt aber sich dann wie jene einfach aufzulösen und zu bindegewebigem Mesenchym zu werden, weichen die einzelnen Zellgebiete in unregelmäßiger Weise aus einander: es entstehen kleinere Hohlräume, welche unter einander und mit den Lumina der in die Visceralbogen hinabreichenden Seitenplatten in Zusammenhang stehen, die kleineren Hohlräume verschmelzen zu größeren, und schließlich bilden sich

die beiden Blasen aus, welche wir oben von den 6 mm langen Embryonen beschrieben haben, die auch ihrerseits mit einander communicirten, bei weiterem Wachsthum völlig mit einander verschmelzen und die Gesammthöhle bilden, aus welcher nach der bisherigen Anschauung der M. rectus externus ausschließlich hervorgehen sollte.

Nur die dorsale Wandung dieser Blase geht indess die muskelfaser-bildenden Processe ein, während die seitlichen und ventralen Abschnitte sich auflösen. Aber auch von den dorsalen Abschnitten nehmen thatsächlich nur die vorderen Abschnitte an der Bildung dauernder Muskelfasern des Rectus externus definitiven Theil — die hinteren werden zu Sehnen und Fascien, neben welchen der N. abducens, der zwar zwischen Glossopharyngeus und Facialis seine Ursprungskerne besitzt, aber doch auch Muskelfasern der Mandibularhöhlenwandung innervirt, einherläuft.

Wenn wir also hiernach die begründete Vermuthung hegen dürfen, dass der Blase, die bei Squaliden die III. Kopfhöhle darstellt, einstmals, in ähnlicher Weise wie bei *Torpedo*, getrennte Urwirbel vorausgingen, deren Spuren eben noch in unregelmäßigen kleineren Hohlräumen und cellulären Querbrücken erblickt werden dürfen, die bei Embryonen von 2—6 mm Länge der reinen Blasengestalt vorausgehen, so ergiebt sich, dass auch in der Gestaltung der prootischen Mesodermpartien *Torpedo* ursprünglichere Verhältnisse recapitulirt, wie wir das schon für die Occipitalsomite in der 21. Studie annehmen konnten, und wir gewinnen Anhaltspunkte, dass auch bei den Squaliden eine beträchtliche Anzahl von primitiven Urwirbeln im Vorderkopf vorausgesetzt werden müssen.

Dann aber wird uns die bei Embryonen von 6 und mehr Millimeter Länge als einfache Blase bestehende, aber aus complicirteren Anfängen hervorgegangene III. Kopfhöhle sogar ein Paradigma gewähren für die Vermuthung, dass auch der sehr viel größeren Blase der Mandibularhöhle einstmals complicirtere Zustände vorausgegangen wären — Zustände, wie wir sie heute noch bei den Embryonen von *Torpedo* vorfinden, auf pag. 17 ff. u. 33 ff. beschrieben und auf Taf. 2—5 abgebildet haben. Wie ich schon oben bemerkte, ist die Bildung der Mandibularhöhle bei Squaliden, zunächst aber bei *Scyllium canicula*, zwar bedeutend »einfacher«, als bei beiden Arten der Gattung *Torpedo*; aber wie wir es schon bei der Formation der III. Kopfhöhle thaten, so müssen wir auch bei der Mandibularhöhle untersuchen, ob diese größere Einfachheit nothwendiger Weise auch

größere Ursprünglichkeit bedeute, oder ob sich noch Andeutungen bei *Scyllium*-Embryonen finden, welche auch hier auf Vorstadien schließen lassen, die den complicirteren Bildungsverhältnissen von *Torpedo* sich annähern.

In der That stellen sich auch einige Varianten ein, welche wohl auf derlei einstmals vorhanden gewesene Zustände schließen lassen könnten. So ist vor allen Dingen derjenige Theil der Mandibularhöhle, welcher an die III. Kopfhöhle angrenzt, manchmal zu einer kleineren Abtheilung der Gesammtblase abgegliedert, deutet also damit den Theil der *Torpedo*-Mandibularhöhle an, welcher als äußerstes Ende des oberen Y-Schenkels die Verbindung mit dem vordersten Urwirbel der die III. Kopfhöhle dort repräsentirenden Bildung bewirkte. An dieser Stelle finden sich vielfache Ungleichheiten, nicht nur bei den verschiedenen Embryonen, sondern auch auf den beiden Seiten desselben Embryos; und mitunter erscheint es, als ob die äußerste Partie der Mandibularhöhle nicht nur als ein selbständiger Theil derselben angeheftet sei, sondern als ob sie der III. Kopfhöhle ebenso gut zugerechnet werden könnte, als der Mandibularhöhle, so z. B. bei Embryo XXXVII 484. Wir werden später Gelegenheit haben, zu sehen, dass in der That bei manchen Squaliden Mandibularhöhlen sich finden, die dieses Abschnittes entbehren oder ihn der III. Kopfhöhle abgetreten haben — Beweis genug, dass die Homologisirung der van Wijhe'schen Mandibular- und der III. Kopfhöhle mit je einem constituirenden Somit nicht richtig sein konnte.

Eine der auffallendsten Varianten zeigt der 3,5 mm lange Embryo XXXVII 565. Die obere Partie der Mandibularhöhle zeigt auf beiden Antimeren eine beträchtliche Verdickung der Wandung und eine Einstülpung derselben auf dem oberen und äußeren Theil, welche an *Torpedo*-artige Zustände erinnert, freilich ohne zur Bildung von Halbcanälen zu führen, wie wir sie dort kennen lernten. Jedenfalls aber beweist die vorliegende Variante, dass auch bei *Scyllium canicula* Abtheilungen innerhalb der Blase der Mandibularhöhle auftreten, welche sehr wohl als letzte Reste einer früheren Gliederung gedeutet werden könnten.

Immerhin sind die Varianten wenig zahlreich, und im Ganzen muss man zugeben, dass die Bildungsgeschichte der Mandibularhöhle bei *Scyllium canicula* von vorn herein wenig Anhaltspunkte bietet, um aus ihr eine Vergangenheit zu erschließen, wie sie sich aus derjenigen der beiden *Torpedo*-Arten entnehmen lässt, zumal wenn man

dabei noch die auffallenden Complicationen der Trigeminusplatte, die Gefäßentwicklung und andere später darzustellende merkwürdige Verhältnisse in der ectodermalen Entwicklung der Hypophysengegend in Betracht zieht.

Auch mit Bezug auf die Entwicklung des M. obliquus superior ist es nicht leicht, den Nachweis zu führen, dass er bei *Scyll. canicula* zweien vordersten Abschnitten der Mandibularhöhle seinen Ursprung verdanke; so reich auch die an anderem Ort darzustellenden Ergebnisse sind, welche für die Erkenntnis der Trochlearisentwicklung gerade aus der Ontogenese von *Scyllium canicula* zu gewinnen sind, so einfach liegt die Entwicklungsgeschichte des M. obliquus superior aus der äußeren und oberen Partie der Wandung der großen Blase, welche die Mandibularhöhle bildet.

Mit der größten Sicherheit lässt sich aber gerade bei *Scyll. canicula* die Beobachtung wiederholen, dass die mittlere Partie der Mandibularhöhle, während ihre dorsale Verlängerung den Obliquus superior liefert, selber einen wesentlichen Theil des Rectus externus bildet. Hat man erst einmal diese Erkenntnis gewonnen, so kann man sich kaum mehr vorstellen, wie man zu der allerseits geläufigen Behauptung gelangen konnte, dass dieser Muskel ausschließlich aus den Wänden der III. Kopfhöhle hervorginge. Sein voluminösester Abschnitt wird aus denjenigen Theilen des Mesoderms gebildet, welche frontalwärts vom G. Gasseri liegen — und doch kreuzt dieses Ganglion bei jüngeren Embryonen das Vorderkopfmesoderm gerade an der Grenze zwischen Mandibularhöhle und III. Kopfhöhle, also in derjenigen Gegend, welche dem oberen Y-Schenkel bei *Torpedo* entspricht. Untersucht man mit diesem topographischen Bilde vor Augen die Verhältnisse der Rectus externus-Entwicklung bei Embryonen von 12 bis 16 mm Länge, so wird es kaum möglich sein, die richtige Auffassung zu verfehlen. Man kann auch constatiren, dass es hauptsächlich die innere, also mediale Wandung der Mandibularhöhle ist, deren Verdickung der M. rectus externus in seiner vordersten Partie seine Existenz dankt, und dass diese Partie der immer größer werdenden, durch die Kopfbeuge rückwärts gedrängten Augenblase dicht anliegt und von ihr nach außen geschoben wird, so dass ihre weitere Größenentwicklung nicht, wie man glauben sollte, frontalwärts, sondern nach außen, auf die Längsebene des Körpers quer gerichtet ist — wodurch allein verständlich wird, wie der M. rectus externus die von ihm definitiv eingenommene Lage erreichen konnte. Ob die äußere, d. h. laterale

Wandung der Mandibularhöhle sich an der Bildung der Muskelfasern des Rectus externus gar nicht betheiligt, ist eine nicht leicht zu beantwortende Frage. Ich habe sehr viel Zeit darauf verwendet, darüber Gewissheit zu erlangen, muss aber gestehen, dass es mir nicht gelungen ist, ein Ja! oder Nein! mit Bestimmtheit äußern zu können. Man erkennt zwar, wie oben gesagt, mit Leichtigkeit die specifische Verdickung der medialen Lamelle zur Bildung vermehrter Muskelfasern und kann dieser Verdickung auf den weiteren Entwicklungsstufen folgen, bis sie zu einer Art Muskelbauch anschwillt, und bis zu gleicher Zeit die laterale Wandung der Mandibularhöhle der medialen so nahe aufliegt, dass die eigentliche Höhle fast völlig zu verstreichen scheint. In der That verstreicht sie auch gänzlich, aber ob dabei die laterale Wandung sich allmählich auflöst, oder aber ihre Zellen auch zu Muskelfasern werden, ist um so schwerer festzustellen, als gleichzeitig die obere Partie zur Bildung des Obliquus superior und die ganze untere zur Bildung des Adductor sich von der mittleren Partie ablösen, wobei es natürlich auf beiden Seiten zur Auflösung der die bisherige Verbindung bildenden Zellmassen kommt. Dass es fernerhin auch zur Verschmelzung der III. Kopfhöhle mit dem Muskelbauch der medialen Lamelle der Mandibularhöhle kommt, und dass diese Verschmelzung sich in der Art vollzieht, dass das Lumen der III. Kopfhöhle noch eine Zeitlang fortbesteht, wenn auch die Wandung derselben bereits mit den muskelbildenden Zellen der Mandibularhöhle verschmolzen ist, lässt sich leicht beobachten, dabei aber auch feststellen, dass dies Lumen nicht mit dem ursprünglich vorhandenen Lumen zwischen medialer und lateraler Wandung des Rectus externus-Abschnittes der Mandibularhöhle zusammenfließt. Bei einem Embryo von 16 mm Länge, der in Querschnitte zerlegt ist, kann man auf das deutlichste zwei Abschnitte des Rectus externus unterscheiden: einen vorderen, der nach außen gerichtet ist, und einen hinteren, der von hinten nach vorn verläuft; der letztere erstreckt sich durch 16 Schnitte, der erstere durch 11, wobei aber 5 Schnitte beiden gemeinsam sind, d. h. die Partie der Umbiegung der Fasern nach außen getroffen haben. Auch in der äußeren Erscheinung sind beide Abschnitte sofort von einander zu trennen. Auch ist es nicht schwer, den von hinten nach vorn vordringenden theilweisen Auflösungsprocess eben der III. Kopfhöhle festzustellen, aber um alle Einzelheiten dieser gesammten, nach vielen Richtungen interessanten Processe in ihrem Zusammenhange und zugleich in ihrer histo- und morphogenetischen

Natur erschöpfend darzustellen, bedürfte es einer monographischen Bearbeitung der Entwicklung der Augenmuskulatur, die, so interessant sie auch wäre, doch hinter anderen, tiefer greifenden morphologischen Problemen zunächst zurückstehen muss.

Es bleibt noch übrig, von der Gestalt und den Beziehungen desjenigen Theils der Mandibularhöhle zu sprechen, welcher die Adductormuskulatur aus sich hervorgehen lässt, und zu fragen, ob er Spuren jener Complicationen aufweist, welche wir bei den beiden *Torpedo*-Arten vorfanden. Aber so viel Embryonen von *Scyll. canicula* auch von mir untersucht wurden, nirgends habe ich eine Andeutung einer Spaltung desselben gefunden, sondern nur eine breite, auf dem Querschnitte bisquitförmige Höhle, die sich nach Verstreichung des Lumens in eine Platte verwandelt. Dieser Theil der Mandibularhöhle ist also gleichfalls »einfacher« bei *Scyllium* als bei *Torpedo*; ob er desshalb »ursprünglicher« genannt werden kann, bezweifle ich.

d. *Scyllium catulus.*

Schon in der 18. Studie pag. 61, 65 und 68 habe ich ausgesprochen, dass die Gliederungsverhältnisse des Mesoderms von *Scyllium catulus* unter allen mir bekannt gewordenen Squalidenembryonen am meisten mit denen der *Torpedines* übereinkommen, ebenso für die Occipital- wie für die prootischen Partien. Um diesen Satz zu erhärten, will ich die Entwicklung des Vorderkopfmesoderms etwas ausführlicher schildern und beginne mit Sagittalschnitten eines Embryos von 1,8 mm Länge, XXXVI 75. Bei diesem Embryo ist das Medullarrohr noch völlig offen und liegt am Kopf als breite Platte da, unter welcher in der Mittellinie der geschlossene Entodermsack sich findet mit der vorn in ihn einlaufenden, hinten aber schon freien Chorda und den beiden seitlichen Mesodermmassen, welche von den Occipitalurwirbeln sich als zusammenhängende Platte bis an das Vorderende des Entoderms erstrecken und seitlich weit bis an die Kopflappen hineinragen. An der seitlichen Ausbreitung des Kopfmesoderms sieht man schon in diesem frühen Stadium die ersten Spuren einer Höhlung, eines Cöloms, und kann durch Vergleichung mit etwas weiter entwickelten Stadien feststellen, dass dieser Hohlraum die ersten Spuren der späteren Mandibularhöhle, seine Wandungen aber die Elemente bilden, aus denen später der M. obliquus superior hervorgeht, da sich diese seitlichst

gelegenen Theile des Mesoderms, sobald die Kopflappen sich aufwärts richten, um sich zum Gehirnrohr zusammenzuschließen, mit ihnen aufrichten und somit die dorsalsten Theile der Mandibularhöhle bilden. Eine Gliederung der ganzen vorderen Platte, welche in diesem Stadium wohl ebenso lang ist, wie die auf sie folgenden fünf, durch Intervalle von einander getrennten Occipitalurwirbel, ist nicht zu bemerken, sie läuft median als dünne Platte in die Rückenwand des Entoderms aus, und erst hinter der vorderen Platte ist das Mesoderm in ungleiche Abschnitte resp. Somite getheilt, worüber die Darstellung in der 18. Studie pag. 61 nachzulesen ist.

Auf einem horizontal geschnittenen Embryo von 1,9 mm Länge XXXVI 72 sieht man die Medullarwülste am hinteren Körperende bereits zum Rohre geschlossen, am vorderen stark aufgerichtet, aber im Begriff, sich auch zu schließen. Dennoch ist an den Mesodermpartien des Vorderkopfes noch kein Fortschritt in der Bildung einer eigentlichen Mandibularhöhle erkennbar: eine Höhlung der betreffenden Mesodermpartien ist nur hier und da zu beobachten. Das anfänglich seitlich liegende Zellmaterial ist jetzt mit den Kopflappen nach oben und vorn gerichtet; die Medullarplatten sind vorn nach den Seiten zu stark ausgebuchtet, zur Bildung der späteren Vorderhirnabschnitte und des Auges; die Mesodermpartie liegt dahinter und darunter und wird auf Horizontalschnitten um so schräger getroffen, je weiter bereits die Hirnbeuge gediehen ist, und die darunter liegenden Mesodermpartien in der früher beschriebenen Weise aus ihrer anfänglichen Lage verdrängt werden.

Bei einem dritten, nur um geringes älteren Embryo von 2 mm Länge lässt sich nun schon die erste Andeutung der späteren Mandibularhöhle auffinden und ergiebt sich als ein Zusammenfließen der von Anfang an vorhandenen kleinen Lumina zwischen den vordersten Elementen der Mesodermpartien. Leider ist der Embryo XXXVI 33, von dem diese Angabe hergenommen ist, so schräg gelagert und hat noch dazu das Vorderende gedreht, dass die Schnitte keine genaue Verfolgung der übrigen Mesodermpartien erlauben. Ich muss desshalb von dem bereits 3 mm Länge habenden Embryo XXXVI 32 Weiteres über die Veränderungen berichten, die sich nun einstellen, wobei allerdings zu bedauern bleibt, dass vermittelnde Zwischenstadien nicht vorliegen. An diesem sagittal geschnittenen Embryo erkennt man die äußersten seitlichen Theile der Mandibularhöhle als drei auf einander folgende, von besonderen

Wandungen umgebene Höhlungen, welche auch noch auf dem nächsten Schnitte von einander durch zellige Wände geschieden sind, dann aber auf dem folgenden Schnitte zusammenfließen; die zellige Wandung des nun zusammengeflossenen Hohlraums der Mandibularhöhle setzt sich caudalwärts in die Mesodermelemente der III. Kopfhöhle fort, welche aber zunächst noch nicht als eine einheitliche Bildung zu erkennen ist, vielmehr ähnlich, wie die seitlichen Theile der Mandibularhöhle, aus mehreren, ziemlich gleich großen, je ein ovales Lumen umschließenden Abschnitten besteht, die erst weiter nach der Mittelebene hin zusammenzufließen beginnen und in späteren Stadien als eine größere Höhlung sich darstellen: eben die von den Autoren beschriebene III. Kopfhöhle. Bemerkenswerth bei der Gestaltung dieser Entwicklungszustände ist, dass der hinterste Theil der Mandibularhöhle anfänglich eine fast völlig abgetrennte, näher mit den Elementen der späteren III. Kopfhöhle in Verbindung stehende Position einnimmt; je stärker aber nun die Vorwölbung des Spritzlochkiemensackes sich geltend macht, um so mehr geräth dieser caudalste Theil der Mandibularhöhle in Abhängigkeit von den vor ihm liegenden Theilen und bleibt auch, was sehr wesentlich ist, in Zusammenhang mit den lateral-ventralen Abschnitten, den Seitenplatten der Mandibularhöhle. Vergleicht man diese Gestaltung mit der bei *Torpedo* beschriebenen, so gewahrt man unschwer, dass diese eben beschriebene caudale Abtheilung der Mandibularhöhle mit dem hinteren Schenkel des Y übereinkommt, der auf pag. 34 beschrieben ward. Wir werden gleich bei einem Embryo von 4 mm Länge erkennen, wie variabel auch diese Verhältnisse sind.

Dieser Embryo XXXVI 73 zeigt die Verhältnisse des Vorderkopfmesoderms im Anschluss an die Occipitalurwirbelbildung folgendermaßen. Vor dem vom Glossopharyngeus gekreuzten kleinen Urwirbel, dessen Seitenplattenabschnitte noch in den Hyoidbogen eingehen, befinden sich drei kleine, urwirbelartige Abschnitte des Mesoderms, welche so an einander geschlossen sind, dass es schwer ist, sie getrennt zu denken: ihre ventralen Abschnitte gehören alle zum Hyoidbogen. Über und z. Th. vor ihnen liegt der Facialis, mit dem vordersten dieser drei Abschnitte aber steht der hinterste Theil von drei oder vier ähnlichen Abschnitten in innigster Verbindung, die über dem Spritzlochsack liegen und die Componenten der III. Kopfhöhle bilden, welche noch nicht als eigene einheitliche Höhle erscheint. Ihr caudaler Theil sendet seinen ventralen Abschnitt in den Hyoidbogen, während der frontale vielmehr zum Mandibular-

bogen strebt. Es ist nun sehr bemerkenswerth, dass die bereits beträchtlich große Mandibularhöhle nicht nur den bei Embryo 33 noch deutlich gesonderten hinteren Abschnitt völlig in sich aufgenommen und sein Lumen in ihr Gesammtlumen hineingezogen, sondern auch durch Verschmelzung mit den Elementen der III. Kopfhöhle ein Gesammtlumen zwischen Mandibularhöhle und III. Kopfhöhle hergestellt hat, wodurch bestätigt wird, dass die Trennung zwischen beiden größeren Kopfhöhlen auch keine absolute und auf tiefere morphologische Verschiedenheiten zurückzubeziehende sei. Und wie eine verwischte Gliederung bei den hinteren Abschnitten des Vorderkopfmesoderms nicht geleugnet werden kann, welcher die anfängliche Gliederung der III. Kopfhöhle gleicht, so darf auch in der noch größeren Mandibularhöhle die Vereinigung einer entsprechenden Zahl von kleineren, urwirbelartigen Abschnitten angenommen werden, deren am längsten selbständig bleibender Repräsentant eben der noch bei dem vorigen Embryo durch Querwände fast ganz abgegliederte, caudale Abschnitt ist.

Diese verwischte Gliederung des gesammten Vorderkopfmesoderms bei den Embryonen von *Scyllium catulus* lässt sich nun mit der viel deutlicheren Gliederung derselben Districte bei den *Torpedo*-Embryonen vergleichen und liefert Anhaltspunkte für die Wahrscheinlichkeit, dass die ausführlichere Gliederung bei *Torpedo* die ursprünglichere, die verwischte bei *Scyllium* die abgeleitetere Erscheinung sei, dass somit auch für den Vorderkopf, wie für den Hinterkopf *Torpedo* die phylogenetisch werthvolleren Documente biete.

Die Gestaltung der Seitenplattenabschnitte der Mandibularhöhle bei *Scyllium catulus* dagegen weicht von derjenigen, die sich bei *Sc. canicula* findet, nicht ab, und ist den viel complicirteren Vorgängen und Gestaltungen bei *Torpedo* gegenüber eben so reducirt, wie diese. Trotzdem werden genau dieselben Producte aus beiderlei Gebilden, woraus man schließen darf, dass die Verschiedenheiten nicht auf prospective, vielmehr auf retrospective Potenz zu beziehen sind, die in verschiedenartiger Deutlichkeit erhalten geblieben ist und ungleich recapitulirt wird.

Es bleibt mir nun noch übrig, auch für *Scyllium catulus* festzustellen, dass der M. rectus externus, wie bei den *Torpedines* und bei *Scyllium canicula*, zum wesentlichsten Theil aus Elementen der Mandibularhöhle aufgebaut werde. Ich will, zum Unterschied der Darstellung, die ich bei *Torpedo* und *Scyllium canicula* vom Sagittalschnitte ablas, bei *Scyllium catulus* mich auf Horizontalschnitte beziehen, um

zugleich einem möglichen Einwurf zu begegnen, als beruhe die Betheiligung der Mandibularhöhle an der Muskelfaserbildung des Rectus externus etwa auf bloßem Schein, den das Auswachsen der Muskelfasern der III. Kopfhöhle nach vorn, an der medialen Wand der Mandibularhöhle entlang hervorbringe.

Prüft man den Thatbestand an Embryonen von 13—14 mm Länge, so erhält man folgende Resultate. Bei gut horizontal geführten Schnitten erscheint zunächst, wenn man vom Rücken zum Bauch fortschreitet, auf einem Schnitt, der durch die mittleren Theile der Ganglien des Facialiscomplexes und des G. Gasseri geht, beiderseits neben der Chorda der hinterste Theil der III. Kopfhöhle, deren dorsale und seitliche membranartige Wandungen auf dem Schnitte sich als einfache, unregelmäßig neben einander liegende, epithelartige Zellen darstellen. Auf dem nächsten Schnitt fehlt die dorsale, zusammenhängende Wandung, nur die seitlichen und die sie verbindende, jetzt frontalwärts gerichtete, dorsale Zellschicht ist zu erkennen; man gewinnt den Eindruck, als wollten die Zellen der verbindenden dorsalen und die der inneren, medialen Lamelle oder Membran sich in die Länge strecken bei gleichzeitiger Vermehrung der Zellkerne, was den Beginn der Faserbildung bedeuten könnte. Auf weiteren Schnitten nimmt aber auch der dorsale Theil der lateralen Lamelle an diesem Process Theil, während die ventrale Partie der gesammten Blase der III. Kopfhöhle sich nicht daran betheiligt, vielmehr einem allmählichen Auflösungsprocess anheimfällt. Bei den weiteren, ventralwärts folgenden Schnitten verbreitert sich die mediale Lamelle auf zwei bis drei Schnitte, was den Eindruck einer Verdickung der III. Kopfhöhle an dieser Stelle hervorruft; nachher aber gewinnt das Schnittbild wieder denselben Charakter, den es anfänglich hatte. Fragt man, worauf jene scheinbare Verdickung beruhe, so ergiebt sich als Wahrscheinlichkeit, dass es sich um die Einbeziehung jener oben beschriebenen Einschnürung der III. Kopfhöhle handle, welche bei Horizontalschnitten schräg getroffen wird und desshalb eine Verbreiterung der Wandungslamelle darstellt. Auf den wenig später folgenden Schnitten tritt nun der hinterste Theil der Mandibularhöhle auf, zwischen den Wandungszellen der III. Kopfhöhle und dem durchschnittenen G. Gasseri. Zunächst erscheint auch die dorsale Kuppe dieses Abschnittes der Mandibularhöhle, dann die querdurchschnittenen Wandungen derselben, welche um so mehr an Ausdehnung zunehmen, je größer der von ihnen umschlossene Hohlraum wird, welcher an der Rückwand des G. Gasseri

und vorn in den Haupttheil der Mandibularhöhle übergeht. Der vorderste Theil der Mandibularhöhle ist länglich zugespitzt und erstreckt sich nach außen von dem nun auftretenden und quergeschnittenen G. ciliare, welches wenige Schnitte dorsalwärts mit dem G. Gasseri in Zellenzusammenhang betroffen ward. Es ist wichtig diese topographischen Bestimmungen festzuhalten; wir werden gleich sehen, dass jetzt, an der medialen Wandung der Mandibularhöhle, caudalwärts und dicht hinter dem durchschnittenen G. ciliare, die ersten Spuren einer localen Verdickung auftreten, welche den Anfang des späteren Muskelbauches des vordersten Theils des M. rectus externus bilden. Derselbe entsteht somit ganz autochthon in der medialen Wandung der Mandibularhöhle und wird und kann um so weniger durch Auswachsen der Zellen der III. Kopfhöhle zu Muskelfasern und ihr Vorrücken in den Bereich der Mandibularhöhle gebildet werden, als in diesem Stadium die gesammten Zellen der III. Kopfhöhle, noch in situ befindlich, keinerlei Bewegung über ihre ursprüngliche Localität hinaus begonnen haben; davon kann man sich sehr leicht überzeugen, da in diesem Stadium die ganze III. Kopfhöhle als geschlossene Blase mit ihrer vorderen Wandung der geschlossenen Blase der Mandibularhöhle anliegt, welche nur an ihrer ventralen Partie Einbuße von Zellmaterial zu erleiden beginnt. Die beginnende Verdickung des mittleren Abschnittes der medialen Lamelle der Mandibularhöhle erfolgt also durchaus selbständig und hat nichts mit dem Auswachsen der Zellen der III. Kopfhöhle zu thun. Diese Verdickung geht gleichzeitig in der ganzen Länge der Mandibularhöhle vor sich, von dem frontalen bis zum caudalen Ende derselben, berührt sich in Folge dessen mit dem caudalen Ende der Prämandibularhöhle ebenso nahe wie mit den basalen Zellen des Obliquus superior, so dass die Augenmuskulatur an dieser Stelle von Anfang an einen topographischen Centralpunkt aufweist. Es bedarf mithin gar keiner Vermuthung vom Vorwärtswandern der III. Kopfhöhle, um den Contact mit der bindegewebigen Umhüllung der Augenblase bewirkt zu sehen: dieser besteht vom Anfang der vollendeten Kopfbeuge an durch Zellen der Mandibularhöhle, an welche sich in späteren Stadien die zu Fasern umgewandelten Zellen der III. Kopfhöhle anschließen, ohne aber dabei dieselbe Bedeutung für die Gestaltung des eigentlichen Muskelbauches des Rectus externus zu gewinnen, wie die zu Fasern sich umwandelnden Zellen der Mandibularhöhle; vielmehr macht sich an den aus der III. Kopfhöhle stammenden Ele-

menten des Rectus externus vielfach Histolyse geltend und der Antheil, den die sog. III. Kopfhöhle auf die Dauer an der Composition des Rectus externus nimmt, schwankt sehr wesentlich — ein weiterer Beweis gegen die von mir bekämpfte Doctrin, dass das Zugrundegehen von Myotomen »am Anfang der Reihe«, aber nicht »mitten in der Reihe« vor sich gehe[1]. Es geht eben da vor sich, wo durch andere Einflüsse und Umgestaltungen Muskelcontractionen überflüssig werden — ob das am Anfang, am Ende oder in der Mitte homodynamer Bildungen stattfindet, ist völlig gleichgültig und hat keinerlei mysteriösen Zusammenhang mit diesen Regionen. Bei der späteren Erörterung der phylogenetischen Geschichte des Abducens werden wir auf diese Frage zurückzukommen haben.

Über die Theile der Mandibularhöhle, aus welcher die Adductorcomponenten hervorgehen, kann ich dasselbe sagen, was bereits pag. 59 über *Scyllium canicula* gesagt ward; die näheren Schicksale des Obliquus superior aber werden am besten im Zusammenhang mit dem Trochlearis besprochen, was in einer anderen Studie geschehen soll.

c. *Pristiurus melanostomus.*

Wesentliche Unterschiede zwischen den beiden Scyllien und *Pristiurus* finden in der Bildung des Vorderkopfmesoderms nicht statt; das Zustandekommen der Mandibularhöhle geschieht bei allen drei Species auf gleiche Weise. Man braucht nur den allmählich vor sich gehenden Process der Hirnbeuge in seiner umgestaltenden Wirkung auf das Vorderkopfmesoderm und die vermuthete excretorische Function des Cöloms in richtige Berechnung zu ziehen, um das Zustandekommen des großen Hohlraums der Mandibularhöhle begreiflich zu finden: die allmählich geschehende Beugung der ursprünglich horizontal gerichteten dorsalen Begrenzung des Vorderkopfmesoderms, die Aufrichtung seiner seitlichen Ausbreitung durch die Rohrbildung der Medullar- resp. Kopfplatten und das durch sein natürliches Wachsthum, sowie durch die Umbiegung des Hirnrohrs dreieckig sich gestaltende Lumen der Mandibularhöhle sind in beiden Gruppen durchaus ähnlich; auch die weiterhin vor sich gehende Einbuchtung der ventralen Wandung des Vorderkopfes, also die auf die

[1] Vgl. SEVERTZOW, Entw. d. Occipitalregion d. nied. Vertebraten. in: Bull. Soc. Natural. Moscou (2) Tome 9 1895 pag. 275, u. 21. Studie zur Urgeschichte pag. 209.

vorgängige Hirnbeuge folgende eigentliche Kopfbeuge ist bei *Pristiurus* von denselben Folgen für die Topographie des Kopfmesoderms begleitet, wie bei den Scyllien und bei *Torpedo*: die Aufrichtung der ursprünglich horizontal gerichteten ventralen Wandung der Mandibularhöhle zu anfänglich schräger, allmählich fast vertikaler Lagerung und die Bildung eines Scheitelpunktes der Kopfbeuge — späteren Hypophysengegend — geschehen durchaus in ähnlicher Weise, wie sie oben bei *Torpedo marmorata* pag. 10 ff. geschildert ward. Der wesentliche Unterschied zwischen *Pristiurus* und *Torpedo* ist derselbe wie zwischen *Scyllium* und *Torpedo*: die Wandungen der Mandibularhöhle sind in jeder Beziehung einfacher gestaltet, als bei *Torpedo*; von einer Bildung von Halbcanälen, überhaupt in das Innere vorspringenden Wandungsfortsätzen ist kaum die Rede, ausgenommen hier und da an der oberen und hinteren Wandung, wo die Mandibularhöhle an die III. Kopfhöhle grenzt, und ebenso ist keine Spur einer Spaltung des Gesammtlumens der Mandibularhöhle nach Art derjenigen Y-förmigen zu sehen, die ich von *T. ocellata* beschrieb; die einzige Andeutung der Umgestaltung, welche durch die Kopfbeuge in den ursprünglichen Zuständen des Kopfmesoderms hervorgebracht worden, bleibt die bei den jüngeren Stadien bestehende große Breite des gesammten Lumens der Mandibularhöhle bis hinein in die ventralen Theile, welche seitlich neben der Schilddrüse sich mit den ventralen Theilen der übrigen Visceralhöhlen verbinden. Diese größere Breite und Geräumigkeit der Mandibularhöhle auch bei den Scyllien, Pristiuren und, wie wir sehen werden, allen übrigen Squaliden ist die letzte Andeutung davon, dass die Mandibularhöhle ein Gebilde sui generis ist und nicht ohne Weiteres als homodynames Gebilde mit den hinteren Visceralbogenhöhlen homologisirt werden darf.

Von einem gewissen Interesse ist es aber, hervorzuheben, dass die Gliederung des Vorderkopfmesoderms bei *Pristiurus* durchaus nicht constant in der Weise erfolgt, wie es in der Litteratur meist dargestellt worden ist. Kann man auch bereitwillig zugeben, dass im Großen und Ganzen die drei Blasen, welche als Somit I, II und III, resp. als Prämandibular-, Mandibular- und III. Kopfhöhle (Rectus externus-Höhle) überall beschrieben worden und als mesodermale Urgebilde des Vorderkopfes angesehen worden sind, sich auch bei *Pristiurus* in der Majorität der Fälle vorfinden, so giebt es doch zahlreiche Ausnahmen, in denen Varianten darauf hinweisen, dass es sich dabei kaum um Urgebilde handle, dass vielmehr diese drei Blasen des Vorderkopfes nur als relativ grundlegende Bildungen

betrachtet werden dürfen, wohl dazu geeignet, für eine auf die Selachier zurückzubeziehende Morphologie der übrigen Vertebraten als maßgebend angesehen, aber nicht als constitutive Urorgane der Vorfahren der Selachier aufgefasst zu werden, wie es die Morphologie bisher that.

Die Gestaltung des Vorderkopfmesoderms bei den nachfolgend beschriebenen Embryonen wird das des Näheren darlegen.

Embryo XXXIV 941 von 2,5 mm Länge zeigt schon ein überall geschlossenes Medullarrohr mit beträchtlich fortgeschrittener Hirn-, aber noch nicht eingetretener Kopfbeuge, d. h. die ventrale Vorderkopfwand ist noch nicht eingeknickt. Auf seitlich liegenden Sagittalschnitten bildet die Mandibularhöhle ein gleichseitiges Dreieck, dessen Grundlinie der ventralen Ectodermwand parallel läuft; weiter gegen die Mittelebene zu drängt sich die caudale Seite dieses Dreiecks in convexem Bogen in den Hohlraum der Blase vor, dazu getrieben durch die Vorwölbung des Spritzlochkiemensackes, der anfängt sich aus dem cylindrischen Entoderm nach außen vorzuwölben. Die dorsal-frontale Wandung des Dreiecks zeigt dickere Wandungen und zugleich leichte bogenförmige Conturen, drei oder vier an der Zahl. In diesem Stadium ist es nun noch nicht möglich, eine scharfe Grenze zwischen den Elementen der II. und III. Kopfhöhle zu ziehen, und man kann wohl für möglich halten, dass die hinterste Partie der Mandibularhöhle ebenso gut noch zur vordersten der III. Kopfhöhle sich ausgestalten kann, wie dass sie der Mandibularhöhle verbleibe: auf den beiden Antimeren dieses Embryos sind beide Möglichkeiten realisirt, zugleich aber auch Bilder geboten, die darauf hindeuten, dass es sich bei beiden Kopfhöhlen um Verschmelzung ursprünglich gesonderter kleinerer Somite handelt. Die auf die Mandibularhöhle folgenden Abschnitte des Kopfmesoderms zeigen noch keinen Beginn zu Blasenbildung, sogar fehlt ihnen jede Spur eines Hohlraumes: von der Kuppe des eben sich bildenden Spritzlochsackes bis zu dem folgenden Hyoidsack, welcher unter der beginnenden Einstülpung des Ohrbläschens gelegen ist, erstreckt sich eine zwar solide aber zugleich unregelmäßig gestaltete, schmale Mesodermmasse, an der noch keine deutliche Eintheilung zu erkennen ist, die aber ihre Seitenplattenabschnitte zwischen die beiden in Bildung begriffenen Kiemensäcke erstreckt. Dass es sich bei dieser Mesodermmasse um die noch nicht differenzirten Somite III bis V der Autoren, resp. um die nicht mehr deutlich differenzirten Vorderkopfurwirbel handelt, die wir so bestimmt bei *Torpedo*,

auch in der anfänglichen Bildung der hinteren Abschnitte des Rectus externus erkennen konnten, ist klar, ebenso klar aber auch, dass es leicht geschehen konnte, in dieser indifferenzirten Masse keine Metamerisation und erst in der nun folgenden Blasenbildung der III. Kopfhöhle das Äquivalent eines Somits zu erblicken. Und da die meisten Untersuchungen, auf welche die ontogenetischen Angaben über die Gliederung des Kopfmesoderms der Selachier fußen, an *Pristiurus* gemacht wurden, so begreift man einigermaßen, wie diese Angaben sich den traditionellen Auffassungen der vergleichenden Anatomie anschlossen.

Prüft man nun die einschlägigen Verhältnisse an dem Embryo XXXIV 937 von 4 mm Länge, so findet man die Mandibularhöhle auf dem einen Antimer in deutlichstem Lumenzusammenhang mit dem hier unzweifelhaft in den Verband der III. Kopfhöhle übergegangenen Abschnitt, wodurch bewiesen wird, dass die Abgliederung der Mandibularhöhle von der III. Kopfhöhle keine typische Bedeutung besitzt; auf dem anderen Antimer ist dieser Zusammenhang weniger deutlich, und es könnte sich leicht ergeben, dass bei weiterer Entwicklung die Trennungslinie der Mandibularhöhle vor den zweifelhaften Abschnitt fiele, dass somit die normalen Gliederungsverhältnisse einträten.

Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt der Embryo XXXIV 896, gleichfalls von 4 mm Länge; auch bei ihm besteht eine Verbindung des Hohlraumes der Mandibularhöhle mit dem Anfangsstück der III. Kopfhöhle, welche wahrscheinlich in späteren Stadien verschwindet. Die Elemente der III. Kopfhöhle selber sind aber ebenso wenig streng von ihren caudalen Nachbarn geschieden, und man findet unregelmäßig gestaltete Hohlräume in dem gesammten Mesoderm vom Ende der Mandibularhöhle bis über den Hyoidsack hinaus, ohne ein Anzeichen deutlicher metamerischer Gliederung; nur auf einem Schnitt sind die vorderen dieser Hohlräume zu einer einheitlichen Blase verbunden, welche als die spätere Höhle des III. Segmentes der Autoren angesehen werden kann und nach hinten gerade mit der Hinterwand des Spritzlochsackes abschneidet.

Ähnlich verhält sich auch ein Embryo von etwas weiter vorgeschrittener Kopfbeuge, aber auch nur 4,2 mm Länge, XXXIV 1 (grau), bei dem die Höhlen der Mandibular- und der III. Kopfhöhle communiciren, wobei die letztere so deutlich über dem Spritzlochsack liegt, dass gar kein Zweifel an ihrer wirklichen Bedeutung als III. Kopfhöhle sein kann.

Dasselbe zeigen Embryo XXXIV 12 (grau), XVXIV 895, von 5 mm Länge, XV 709 von 5 mm, XXXIV 761 von 5,5 mm Länge — beim letzteren Embryo ist noch als besonders auffällig hervorzuheben, dass die Höhlung der III. Kopfhöhle bis über den Hyoidsack hinausreicht. also in gewissem Sinne von Beginn der Mandibularhöhle bis zum Hyoidsack reicht — auch Embryo XXXIV 890 von 6 mm Länge zeigt deutliche Communication beider Kopfhöhlen. und so wird dieses leicht zu vermehrende Verzeichnis wohl den Beweis dafür liefern, dass die Abgrenzung der Mandibularhöhle gegen die III. Kopfhöhle keine tiefere morphologische Bedeutung hat, sondern einfach als in der Majorität der Fälle vorkommend angesehen werden muss.

Und um so weniger braucht man an dieser Erkenntnis Anstoß zu nehmen, als wir ja bereits erkannten, dass die Producte der III. Kopfhöhle und diejenige der Mitte der Hauptblase der Mandibularhöhle zu demselben definitiven Gebilde zusammentreten, dem des M. rectus externus — wobei freilich unbestimmt und variirend der Antheil der III. Kopfhöhle erscheint, der von hinten nach vorn fortschreitend in der Ausbildung von Muskelfasern bald lässig, ja wohl ganz passiv erscheint. so dass gelegentlich nur der vorderste Abschnitt der III. Kopfhöhle überhaupt dauernden Antheil an der Bildung des Rectus externus nimmt, bald aber auch ein beträchtlicher Abschnitt der III. Kopfhöhle neben einem geringfügigeren der Mandibularhöhle in Anspruch genommen wird, zumal in den Fällen, in welchen die Mandibularhöhle in ihrem mittleren Theile von Hause aus ziemlich verschmälert erscheint.

Nun ist es freilich wahr, dass die Einsicht, die Mandibularhöhle liefere einen wesentlichen Theil der Muskelmasse des Rectus externus, wiederum am schwierigsten am Embryonenmaterial von *Pristiurus* zu constatiren ist, der also auch in diesem Falle sich als das ungünstigste Object für die Feststellung typisch bedeutsamer Vorgänge der Selachierentwicklung documentirt und weit hinter *Scyllium* und *Torpedo* zurückbleibt. Weder auf Sagittal- noch auf Horizontalschnitten lässt sich bei *Pristiurus* mit ähnlicher Leichtigkeit, wie bei *Scyllium* oder *Torpedo* oder auch bei *Mustelus*, wie wir weiter unten sehen werden, beobachten, dass die Muskelmasse des Rectus externus zuerst an der medialen Wand der Mandibularhöhle sich differenzirt: man sieht nur, dass eine schwache Verdickung dieser Wand in Zusammenhang mit der gleichfalls sich zur Bildung von Muskelfasern anschickenden III. Kopfhöhle steht. Ich halte es

sogar für möglich, dass die Auffindung des richtigen Thatbestandes vielleicht nicht geglückt wäre, hätte ich ausschließlich an *Pristiurus*-Embryonen gearbeitet. Immerhin ist es, wenn man einmal diesen Thatbestand kennt, auch bei *Pristiurus* nicht allzu schwer, die autochthone Muskelbildung an der medialen Wandung der Mandibularhöhle zu constatiren.

Es bliebe mir nun noch übrig, auf die große Breite der Adductoranlage bei *Pristiurus*-Embryonen hinzuweisen und festzustellen, dass diese Breite sich zurückbeziehen lässt auf die bei *Torpedo* beobachtete Spaltung des Y-Stiels, somit auf ursprüngliche Trennung und nachträgliche Verschmelzung oder vielmehr von vorn herein unvollkommene Theilung der Seitenplattenabschnitte der Mandibularhöhlensomite deutet; ich ziehe es aber vor, diese Thatsache bei Besprechung der Bildung von *Mustelus* ins richtige Licht zu rücken, zu der ich jetzt übergehe.

f. *Mustelus laevis.*

An den jüngsten Stadien von *Mustelus* ist nichts Bemerkenswerthes zu notiren, das über das Vorderkopfmesoderm irgend welche neue Aufschlüsse geben könnte. Die Ausbreitung der vordersten Partien des Mesoderms in den seitlichen Verbreiterungen der Kopflappen ist dieselbe, wie bei den bereits beschriebenen Arten, und mit der Aufrichtung der Kopflappen richtet sich auch bei *Mustelus* aus diesen seitlichsten Theilen das Material auf, aus dem später der M. obliquus superior entsteht. Bei dem Embryo XXVIII 626 von 1,3 mm Länge ist noch kein eigentlicher Hohlraum am Vorderkopfmesoderm zu sehen: er tritt erst auf bei dem um Geringes größeren Embryo XXVIII 625 von 1,5 mm Länge und erscheint als eine Anzahl kleiner, auf einander folgender Längsspalten, die von der Schnauze anfangend etwa so weit caudalwärts reichen, wie das Vorderende des Embryos über den Dotter frei hervorragt. Es entspricht diese, sich gerade ausstreckende Partie des Mesoderms ziemlich genau der späteren Mandibularhöhle, deren Gesammtlumen also aus einer Anzahl hinter einander liegender Längsspalten zusammenfließt, deren dorsale, leicht bogenförmig geschwungene Begrenzung die Annahme einer ursprünglichen Sonderung wesentlich unterstützt.

Zugleich mit dem Beginn der Aufrichtung der Kopflappen und einer leichten Beugung ihrer verbindenden Grundplatte beginnt auch die Mandibularhöhle als einheitliche Bildung sich zusammenzu-

schließen, was sich hauptsächlich in dem Verschmelzen der Hohlräume zu einer einzigen Höhlung ausspricht — einer Höhlung, die auch anfängt sich innerhalb der noch sehr unregelmäßig gestalteten Seitenplatten ventral zu documentiren.

Der 3 mm lange Embryo XXVIII 623 zeigt bereits das Medullarrohr in ganzer Länge geschlossen, die primäre Augenblase angelegt, aber noch keine Spur der Wucherung der Ganglienleiste. Die Hirnbeuge ist bereits beträchtlich vorgeschritten, aber noch ist das ventrale Ectoderm des Vorderkopfes nicht eingeknickt, also die Kopfbeuge hat noch nicht begonnen. Der Hohlraum der Mandibularhöhle ist schon beträchtlich, aber noch länger als breit oder hoch, d. h. caudo-frontalwärts am weitesten. Die Andeutung der Composition aus drei oder mehr gewölbten Bogenabschnitten der dorsalen Wandung ist bereits verloren gegangen, aber seitlich ist die Verbindung des großen Hohlraums mit einer ventralen Höhle deutlicher geworden. An die Mandibularhöhle schließt sich caudalwärts unregelmäßig aus zwei Lamellen, die eng an einander stoßen, geformtes Mesoderm an — daraus irgend welche ursprüngliche Structur ablesen zu wollen, würde schwerlich gelingen, falls nicht bereits aus den klareren Bildungen bei *Torpedo* das Prototyp auch dieser Gestaltungen gewonnen wäre. Hier und da ist ein Längsspalt erkennbar, der die beiden Lamellen von einander trennt, seitlich verlängern sie sich in unregelmäßig zackig geformtes Seitenplattenzellmaterial.

Der um Weniges größere Embryo XXVIII 624 zeigt nun schon eine lebhafte Wucherung der Ganglienleiste am Vorderkopf bis hinter die Ohrblase, während am Rumpfe nur erst eine lockere Schicht wuchernder Zellen auf der Nahtlinie der geschlossenen Ränder des Medullarrohres zu erkennen ist. Zugleich sieht man aber auch die Hirnbeuge zu einer Kopfbeuge weiter entwickelt, und die ventrale Ectodermwandung des Vorderkopfes in concaver Rundung gekrümmt; die am meisten nach innen gerichtete Knickung liegt aber bei diesem Embryo nicht in der späteren Hyphophysengegend, sondern weiter caudalwärts am Anfang der späteren länglichen Mundspalte. Bei diesem Embryo ist nun die Mandibularhöhle bereits wesentlich umgestaltet: ihre größte Distanz misst sich schräg vom Beginn der ventralen Höhlung bis zu der späteren Höhle des Obliquus superior; die Breite des dorsalen Theils ist nur die Hälfte dieser Distanz. Auch ist es bemerkenswerth, dass auf dem einen Antimer eine Communication der Mandibularhöhle mit der auf sie folgenden III. Kopfhöhle

stattfindet, auf dem andern Antimer aber nicht: wiederum ein deutlicher Beweis, wie wenig principielle Bedeutung diesen Trennungen oder Verbindungen des Vorderkopfmesoderms zukommt. Ebenso ist die Scheidung der nachfolgenden Mesodermpartien der sog. III. Kopfhöhle unbestimmt und unklar, und noch sind die einzelnen Spalträume der sie ausmachenden Somite nicht zu einer bestimmt begrenzten Gesammthöhle zusammengeflossen; das geschieht erst in späteren Entwicklungsstadien. Die von diesen Mesodermtheilen abgehenden Seitenplattenbestandtheile des Hyoidbogens bilden noch nicht einen hohlen Schlauch, wie die Mandibularhöhle — die auch dadurch ihre gesonderte Bedeutung zu erkennen giebt.

Nur um zu zeigen, wie häufig die Fälle anomaler Verbindung der Hohlräume der einzelnen Kopfhöhlen sind, citire ich hier den Embryo XXVIII 632, bei dem auf beiden Antimeren die Mandibularhöhlen mit den caudalwärts folgenden Somiten durch Canäle in Zusammenhang stehen. Ferner möchte ich besonders hervorheben, dass bei diesem Embryo auch die Hyoidhöhle mit der Mandibularhöhle ventral communicirt — ein Factum, welches gleichfalls darin seine Bedeutung findet, dass es von anderen Autoren geleugnet und zu einer negativ wichtigen Thatsache aufgebauscht worden ist[1]. Dieses Factum wiederholt sich an dem horizontal geschnittenen Embryo XXVIII 627, der gleichfalls 3 mm Länge besitzt; es wird weiterhin noch oft von mir nachgewiesen werden.

Embryo XXVIII 619 von 3,5 mm Länge zeigt keine Verbindung zwischen III. Kopfhöhle und Mandibularhöhle, auch sind ventral Hyoidschlauch und Mandibularschlauch geschieden. An diesem Embryo ist die III. Kopfhöhle scheinbar typisch aus zwei gleich großen Blasen gebildet, die nur durch eine Einschnürung von einander geschieden sind, aber doch durch einen Hohlraum in dieser Einschnürung mit einander communiciren; auf dem einen Antimer steht die hintere Blase auch noch in Communication mit weiteren caudalwärts liegenden Mesodermabschnitten, so dass über ihre Grenze nichts festgestellt werden kann.

Embryo XXVIII 628 von 3,8 mm Länge zeigt wiederum Communication dorsal zwischen Mandibularhöhle und III. Kopfhöhle und ventral zwischen den dazu gehörigen Schläuchen in beiden Antimeren.

Embryo XXVIII 620 von 4 mm Länge lässt nun schon eine

---

[1] Vgl. VAN WIJHE, Beitr. z. Anatomie d. Kopfregion d. *Amphioxus*. in: Petrus Camper Jena 1. Bd. 1901 pag. 174.

festere Umgrenzung der III. Kopfhöhle erkennen, wie sie als typisch von den Autoren beschrieben worden ist. Bei diesem und dem vorhergehenden Embryo erscheint die eigentliche Mandibularhöhle, d. h. die dorsale, dem Schlauch des späteren Adductors aufsitzende Blase, als eine fast ganz runde Hohlkugel mit nach innen glatt abgegrenzter Wandung, welche nach außen unregelmäßig sich zu Mesenchym zerfasert.

Bei Embryonen von 5 mm Länge, wie XXVIII 617, fängt schon die Reduction der Wandungen der III. Kopfhöhle an. Dieselbe verschmälert sich an ihrem hinteren Ende, verbreitert sich aber am vorderen; die dorsalen Theile der Gesammtwandung zeigen weitere Differenzirung der Zellen, während die ventralen sich von den Beziehungen zu den Seitenplatten loslösen und zum Theil sogar völlig verschwinden. Dagegen bleibt die Verbindung der eigentlichen Mandibularhöhle mit dem Lumen ihrer ventralen Fortsetzung nach wie vor bestehen und geht durch dieselbe bis zur hypobranchialen Verbindung mit dem Hyoidschlauch und den gemeinsamen hypobranchialen Räumen, welche von den übrigen Visceralbögen und dem Pericard ausgehen.

Bei den nun folgenden Entwicklungsstadien macht sich in den Beziehungen des Mandibularschlauches zur Mandibularhöhle eine Veränderung geltend, welche im Wesentlichen darin besteht, dass der Schlauch selbst sich verbreitert, sein Lumen aber sich verschmälert, und seine Ansatzstelle an der eigentlichen Mandibularhöhle sich etwas verändert. Bei dieser Veränderung geräth die hintere Wandung des Schlauches mehr nach außen, die vordere aber nach innen, so dass der Ansatzpunkt des ganzen Schlauches eine Drehung erfährt. Hierdurch wird es auch bewirkt, dass die hintere Wandung sich von der Wandung der Hauptblase der Mandibularhöhle deutlicher absetzt und allmählich mit einer knieartigen Vorragung nach der Seite und nach außen vorragt. Ähnlich ragt aber auch die vordere Seite des Schlauches nach der nun schon durchgebrochenen Mundspalte vor — und so entsteht eine ringförmige Einschnürung der eigentlichen Mandibularhöhle gegen den Hohlraum und die Wandungen des Mandibularschlauches, d. h. des Adductor mandibulae. Auf welche Agentien diese Drehung des Mandibularschlauches zu schieben sei, bleibe dahingestellt — schwerlich aber ist die stärkere Entwicklung der Spritzlocharterie daran unbetheiligt, da sie mit starker Biegung von unten her sich dem Mandibularschlauch anschmiegt und vor und unter der Mandibularhöhle zur

Bildung des Sinus cephalicus und des späteren Circulus cephalicus beiträgt. Bei Embryonen von 8,5 mm Länge ist die Drehung des Mandibularschlauches schon so beträchtlich, dass auf Sagittalschnitten zuerst diese nach außen gewendete, bisher hintere Partie des Schlauches in die Erscheinung tritt; es mag vielleicht dienlich sein, schon hier auszusprechen, dass aus dieser äußersten Partie des Mandibularschlauches die Muskulatur des späteren Spritzlochmuskels hervorgeht — was die Feststellung der ursprünglichen Composition der Mandibularhöhle doppelt interessant erscheinen lässt. Das Knie, welches gerade am Ansatzpunkte des Schlauches, am Hinterrande der Mandibularhöhle, auf einer Reihe von Sagittalschnitten zur Erscheinung kommt, liegt dem vorderen unteren Ende der Blase der III. Kopfhöhle zunächst: so weit also von Anfang an durch die Vorwölbung des Spritzlochsackes Seitenplattenelemente der III. Kopfhöhle in den Mandibularbogen hineingedrängt wurden, sind sie in dieser, jetzt zum Spritzlochmuskel sich ausbildenden Partie der Adductormuskulatur enthalten. Die Einschnürung aber, welche oberhalb dieser knieartigen Ausbuchtung des Mandibularschlauches gegen die Mandibularhöhle sich bildete, wird immer enger, und es bleibt nur ein schmaler Zusammenhang zwischen dem Haupttheil der Mandibularhöhle und dem inneren vorderen Theil des Adductorschlauches übrig, der indess bei Embryonen von 15—16 mm Länge auch verloren geht; bei Embryonen dieser Größe bemerkt man noch eine sich auflösende schmale Zellbrücke zwischen dem Adductor und dem letzten Rest der ursprünglich weiten Mandibularhöhle, die aber jetzt sehr schmal geworden ist und von oben nach unten sehr in die Länge gezogen erscheint, so dass ihr Höhen- und ihr Breitendurchmesser wesentlich den früher größten Längsdurchmesser übertreffen. Der Höhendurchmesser erlangt beträchtliche Zunahme durch die nun wesentlich sich verlängernde äußere und obere Wandung der Mandibularhöhle, die zum M. obliquus superior auswächst und anfänglich noch den ursprünglichen Hohlraum als einen länglichen Zipfel der Gesammthöhle beibehält. Der Breitendurchmesser wird am besten durch die bei *Mustelus* ganz besonders klare autochthone Muskelfaserbildung der medialen Wandung der Mandibularhöhle bezeichnet, die als Verdickung einer mittleren Partie dieser Wandung entsteht, ehe noch ein deutlicher Anfang zur Muskelfaserbildung an der geschlossenen, hinter der Mandibularhöhle folgenden III. Kopfhöhle zu erkennen ist. Es ist somit auch an *Mustelus*-Embryonen mit besonderer Leichtigkeit zu constatiren, dass der Haupttheil des M. rectus

externus durch Zellen der Mandibularhöhle geliefert wird, und dass erst allmählich die von der III. Kopfhöhle gelieferten Muskelfasern mit denen der Mandibularhöhle sich zu dem Muskelbauch des Rectus externus verbinden, wobei die vordere, quer gerichtete Partie der Muskelfasern von der Mandibularhöhle, die hinteren, längs gerichteten von der III. Kopfhöhle herrühren. Mit dieser Umwandlung geht Hand in Hand ein Vorrücken der III. Kopfhöhle in den Raum, der durch die von hinten nach vorn sich abplattende Mandibularhöhle frei wird: man erkennt dies allmähliche Vorrücken der III. Kopfhöhle besonders leicht an der Verschiebung, die ihr vorderer Theil gegenüber dem Ganglion Gasseri erfährt. Denn während von Haus aus dieses Ganglion über die Grenzen der beiden Kopfhöhlen hinübergreift, geräth bei der weiteren Entwicklung die III. Kopfhöhle mit ihrem vorderen Abschnitt vollkommen vor das Ganglion, ja bei Embryonen von 14—16 mm Länge kann man beobachten, dass die III. Kopfhöhle zur Hälfte vor, zur Hälfte hinter dem Ganglion liegt. Gleichzeitig verschiebt sich die Lage der Mandibularhöhle in solcher Weise, dass ihr ursprünglicher Längsdurchmesser fast = 0 wird, der Querdurchmesser aber bestehen bleibt, so dass ihre ursprünglich mediane Wandung zur frontalen wird — womit dann auch die sehr starke Verdickung eben dieser frontalen Wandung, aus welcher der vordere Abschnitt des Rectus externus hervorgeht, quer gerichtet erscheint, so dass sich die Fasern des hinteren, aus der III. Kopfhöhle hervorgehenden Theils dieses Muskels an ihr inneres Ende ansetzen. Während aber der vordere Theil schon als solide Zellmasse mit Beginn von Faserbildung besteht, ist der hintere Abschnitt noch eine deutliche, in die Länge gestreckte Blase, deren Wandungen sich erst allmählich verdicken und zu Muskelfasern umwandeln. Der Gesammtverschiebungsprocess der Mandibularhöhle gleicht also einer Drehung von 90° um ihre dorso-ventrale Achse: wie die Seitenplatten sich in einer Weise drehen, dass der ursprünglich hintere Theil nach außen sich lagert, so dreht sich in umgekehrter Richtung der obere Theil, die eigentliche Blase, und bringt die mediane Partie nach vorn. Man muss diese Processe sich klar vorstellen, wenn man all die Umlagerungen in ihrem Zustandekommen begreifen will, aus denen nachher die eigentliche Muskulatur des Auges, der Kiefer und des Spritzloches hervorgeht. Bemerkenswerth bleibt bei diesem Vorgange auch, dass die Blase der Mandibularhöhle früher obliterirt, als die der III. Kopfhöhle und die der Prämandibularhöhle.

g. Mustelus vulgaris.

Da alle wesentlichen Verhältnisse bei beiden Arten von *Mustelus* sich fast ganz identisch zeigen, so möge es genügen, auch von *M. vulgaris* einige Fälle zu notiren, welche für die Variabilität der Grenzen oder des Zusammenfließens der sog. typischen Kopfhöhlen sprechen.

Embryo XXVII 506 (roth) von 10 mm Länge zeigt eine fast völlige dorsale Verschmelzung der III. Kopfhöhle mit der Mandibularhöhle auf dem einen Antimer, während das andere sich normal verhält.

Bei Embryo XXVII 502 (roth) von 8 mm Länge ist auf dem einen Antimer die ventrale Verschmelzung des Mandibularschlauches mit der hypobranchialen Verlängerung des Pericardialsackes, d. h. also der ursprünglichen Leibeshöhle, eine absolute, auf dem anderen ist zwischen beiden Höhlen keine Communication. Also auch hier Variabilität und kein typisches Verhalten (vgl. pag. 72).

Völlige Verbindung beider Schläuche, d. h. des mandibularen und des hyoidalen, mit der Hypobranchialhöhlung zeigt Embryo XXVII 501 (roth) von 6 mm Länge, und zwar auf beiden Seiten gleichmäßig.

Dasselbe zeigt Embryo XXVII 93 von 7 mm Länge auf Horizontalschnitten mit vollster Deutlichkeit; dasselbe auch XXVII 100 von 10 mm Länge, XXVII 348 von 9 mm Länge, XXVII 351 von 12 mm Länge, XXVII 355 von 14 mm Länge — kurz, es scheint nichts unbegründeter zu sein, als eine Sonderstellung des Mandibularschlauches gegenüber den übrigen Seitenplattenprodukten in ihrer Verbindung mit den hypobranchialen Verlängerungen der Pericardialwandungen annehmen zu wollen, weil bei einigen Selachier-Embryonen die offenbar ursprünglichere Verbindung dieser Hohlräume nicht mehr zu Stande kommt oder nicht erhalten bleibt.

h. Acanthias vulgaris.

Bei Embryonen von ca. 2 mm Länge oder, um mich der herkömmlichen Bezeichnungen zu bedienen, von acht bis neun freien Urwirbeln, treffen wir die Mandibularhöhle und die auf sie folgenden Mesodermabschnitte des Vorderkopfes in einer Verfassung, die nicht ohne specielles Interesse ist. Ein solcher in Sagittalschnitte zerlegter Embryo (XXVI 284) zeigt zunächst noch ein offenes Medullar-

rohr, das aber schon stark aufgerichtete Medullarwülste erkennen lässt; die Kopfplatten stehen wie Flügel an dem Vordertheil des Embryos ausgebreitet, ein Anfang zur späteren Augenbildung ist bereits wahrnehmbar.

An diesem Embryo stellt sich die spätere Mandibularhöhle folgendermaßen dar, wenn man die Sagittalschnitte von innen, d. h. von der Chorda aus, nach außen zum Ectoderm verfolgt. Neben der Chorda kommt zunächst eine flache, von zwei auf einander liegenden Membranen gebildete Platte zur Erscheinung, Membranen, welche an ihrer innersten Partie in einander übergehen; der Hohlraum zwischen beiden ist nicht ganz regelmäßig, an einzelnen Stellen klafft er mehr aus einander in spitz-ovaler Gestalt, an anderen nähern sich die beiden Membranen bis zur Berührung. Die dorsale Membran ist meist etwas dünner als die ventrale. Nach vorn zu, gegen die Spitze des Kopfes, hängen diese beiden Membranen mit einer Zellmasse zusammen, die einen größeren Höhendurchmesser besitzt und in der Mittellinie unmittelbar mit der Chorda und dem blinden Vorderende des Entoderms zusammenhängt, wie Taf. 11 Fig. 9 zeigt. Nach hinten, caudalwärts, stoßen die beiden Membranen an eine Mesodermmasse an, welche auf ihrer innersten Partie gerade so, wie die Mandibularhöhlenanlage aus zwei in einander übergehenden Membranen besteht, aber in ihrer cellulären Composition Unterschiede erkennen lässt. Sie sind aus größeren oder vielmehr höheren, dichter an einander gepressten Zellen gebildet, deren Kerne am äußeren Ende dicht neben einander stehen, während die innere blasse Schicht um einen Hohlraum gruppirt ist, welcher sich als die Fortsetzung jenes Spaltes ausweist, der zwischen den Membranen der Mandibularhöhle besteht. Die Anordnung dieser hinteren Mesodermmasse erinnert jedes an diese Dinge gewöhntes Auge an die Formation von Urwirbeln, die ohne Querfurchen- oder Querwandbildung auf längerer Strecke bei Zunahme der Zellhöhe innerhalb beider Wandungen bis auf den vordersten, bereits isolirten Occipitalurwirbel zurückgeht. Diese Strecke, vom Ende der Mandibularhöhle bis zu dem ersten, bereits isolirten Urwirbel ist groß genug, um aus ihr ungefähr fünf bis sechs ähnlich große Urwirbel herzustellen; nähme man statt dieses vordersten großen Occipitalurwirbels aber einen der hinteren oder mittleren Urwirbel, wie sie dieser Embryo aufweist, als Normalurwirbel, so ließen sich gewiss sieben bis neun aus jener noch nicht segmentirten Strecke herstellen.

Es leidet keinen Zweifel, dass die vorderste Partie dieser Bildung, die sich dicht der Mandibularhöhlenbildung anschließt,

der III. Kopfhöhle den Ursprung giebt; wenn also, wie Hoffmann in seiner Bearbeitung der *Acanthias*-Embryologie angiebt, der erste selbständige Urwirbel dieses Stadiums dem 8. Urwirbel des van Wijhe'schen Schemas entspricht, so wären für das III. bis VII. van Wijhe'sche Somit 5 bis 9 Urwirbel in der noch unsegmentirten Masse disponibel. Man muss also weitere Stadien ins Auge fassen, um aus ihnen ablesen zu können, welche Zahl der Wirklichkeit am nächsten käme. Misst man nun aber mit demselben Maßstabe die Strecke, welche vorher als der Mandibularhöhle entsprechend angesehen werden muss, so kommt man zu der Ziffer 3 bis 5, je nachdem man einen Occipital- oder einen normalen Rumpfurwirbel als Maßstab anlegt. Auf den nun weiter seitwärts folgenden Schnitten offenbart die unsegmentirte, hintere Masse Anfänge einer Theilung, die aber zu unregelmäßig und unbestimmt ist, um eine wirkliche Zählung zu erlauben; auch die Mandibularzellmasse giebt vielfache Zeichen einer Gliederung zu erkennen, welche sogar an den äußeren Theilen zu deutlichen, aber nicht durchgeführten Querwänden gelangt. Eine Zählung wird aber dadurch nicht ermöglicht — und so bleibt die Abschätzung der in die Bildung der Mandibularhöhle aufgegangenen Urwirbel bei *Acanthias* zweifelhaft.

Dass diese Querwände aber keine zufälligen Bildungen seien, erweist ihr ziemlich regelmäßiges Auftreten in diesem Stadium. Auch bei dem etwas weiter vorgeschrittenen Embryo XXVI 288 finden sich dieselben, und ganz besonders deutlich zeigt sie der in Querschnitte zerlegte Embryo XXVI 286 und der ebenfalls quer geschnittene Embryo XXVI 290. Ja, auf diesen beiden letzten erinnert das Bild der Mandibularhöhle mitunter an die Bilder von *Torpedo*. Aber es ist nur ein rasch vorübergehendes Stadium, in dem diese Querwände existiren, später zeigt sich keine Spur derselben. Vielleicht hat auch Hoffmann dieselben schon gesehen, denn er sagt: »die Höhlung zeigt eine sehr unregelmäßige Gestalt und wechselt fast auf jedem Schnitt, außerdem zeigt sie sehr große individuelle Schwankungen« (l. c. pag. 248).

Leider besitze ich von *Acanthias* keine vollständigen Serien, die es mir erlaubten, auch die kleinen Veränderungen und Fortschritte der Entwicklung zu controlliren. Auf die eben beschriebenen Stadien mit noch völlig offenen Medullarplatten folgt ein anderes, das nicht nur das Medullarrohr geschlossen, sondern sogar die Kopfbeuge vollzogen und die Wucherung des Mesectoderms bis zu seinem Vordringen unter die Augenblase und fast bis an die Anlage der Thyreoidea

gefördert zeigt. Die Veränderungen, welche bei diesem Embryo XXVI 283 das Vorderkopfmesoderm erkennen lässt, sind bereits sehr beträchtlich: die Mandibularhöhle ist zu einer einfachen Blase umgewandelt, deren Hohlraum bis in den Muskelschlauch der Seitenplatten vorzudringen im Begriff ist, welcher übrigens mit dem Muskelschlauch der Hyoidhöhle und den übrigen ventralen Theilen des Cöloms in ununterbrochenem Zusammenhange steht. Anzeichen irgend einer weiteren Gliederung gewährt die Mandibularhöhle nicht. Nach hinten grenzt sie an die III. Kopfhöhle, welche auch jetzt noch in demselben langen Zusammenhange besteht, wie bei den zuerst beschriebenen Embryonen, woraus also wohl zu schließen ist, dass auch in den dazwischen liegenden Stadien keine weitere Gliederung eingetreten sein dürfte. Das ist auffallend genug, denn diese lange Mesodermmasse enthält nicht nur das Material des III., sondern auch des IV., V. und VI. der VAN WIJHE'schen Somite, ohne diese Abschnitte durch irgend ein äußeres Zeichen kund zu geben (Taf. 11 Fig. 13). Ja, bei dem Embryo XXVI 269 scheint sogar noch ein weiterer Urwirbel in den Verband dieses langen, durch eine gemeinsame Höhlung ausgezeichneten Stückes des Vorderkopfmesoderms aufgenommen zu sein (Taf. 11 Fig. 12), wodurch die Anomalie dieser Formationen noch stärker ausgeprägt erscheint. Ich bilde auch noch eines dritten Embryos (XXVI 324) Vorderkopfmesoderm ab, um dieselbe Structur erkennen zu lassen, und betone, dass diese Abbildungen durchaus naturgetreu und nach keiner Richtung schematisch ausgeführt sind. Diese stricte Naturwahrheit ist dadurch besonders bedingt worden, dass durch meine Vorgänger in der Untersuchung der *Acanthias*-Entwicklung Angaben gemacht und durch Abbildungen erhärtet wurden, welche nichts weniger als dem kritischen Zustande entsprechen, den die Objecte der Untersuchung offenbaren. So hat vor Allem HOFFMANN eine Darstellung gegeben, welche ich nicht als richtig anerkennen kann. Er schreibt (l. c. pag. 249) von einem Embryo mit 15 freien Somiten das Folgende: »Der siebente Urwirbel VAN WIJHE's, der erste cänogenetische Urwirbel, welchen ich also künftig bei der Zählung als Somit I bezeichnen werde, hat sich jetzt vollkommen abgegliedert. Die palingenetischen Urwirbel bilden dann noch eine mehr oder weniger zusammenhängende Masse, sind aber durch Querfurchen schon sehr deutlich abgegrenzt, wenigstens gilt dies von dem sechsten und fünften, dritten und zweiten Somit, während die Querfurchen zwischen Somit V und IV, und IV und III weniger scharf ausgeprägt sind.« Vergleicht man mit dieser Be-

schreibung auf der einen Seite die Abbildung, welche HOFFMANN auf Taf. 3 Fig. 19 giebt und auf der anderen die Abbildungen, die ich auf Taf. 11 Fig. 14—18 gebe, so wird man zugestehen müssen, dass sowohl Abbildung als Beschreibung HOFFMANN's nichts weniger als dem Thatbestande entsprechen, wie ihn wenigstens die mir vorliegenden Embryonen offenbaren. Von einer Scheidung in so gleichmäßig begrenzte vier Urwirbel ist in dieser langen Mesodermmasse keine Spur zu erkennen, vielmehr sind die sehr unregelmäßigen Conturen und die ebenso unregelmäßigen Hohlräume recht sehr geeignet, uns gründlich irre zu führen sowohl über die ursprüngliche Zusammensetzung dieses ganzen Gebildes als auch über die daraus, mehr oder weniger direct, hervorgehenden Theile. Um so bemerkenswerther ist es aber, dass KOLTZOFF sich auf HOFFMANN's Darstellung bei *Acanthias* beruft, um die Zweifel zu beseitigen, ob das IV. Somit von *Ammocoetes* als ein ursprüngliches angesehen werden müsse. Er schreibt (l. c. pag. 321): »Die Hypothese RABL's (1892), nach welcher das 4. Somit von VAN WIJHE sich von dem darauf folgenden ersten echten Somit scharf unterscheide, wurde schon von HOFFMANN ausführlich erörtert und widerlegt, so dass man sich bei derselben hier nicht aufzuhalten braucht. Einige Forscher (DOHRN 1890, KILLIAN 1891, PLATT 1891, z. Th. SEVERTZOW 1898, BRAUS 1899) meinen, dass das von VAN WIJHE als einzelnes, viertes Somit beschriebene Gebilde thatsächlich als Homologon zweier oder sogar mehrerer Somite erscheint. Jedoch sorgfältigere Untersuchungen HOFFMANN's (1898) und NEAL's (1898) zwangen uns, zu den Ansichten VAN WIJHE's zurückzukehren.«

Wie weit die Resultate der Untersuchungen HOFFMANN's eine solche Auffassung KOLTZOFF's rechtfertigen können, wird aus den Abbildungen zu entnehmen sein, die hier durch Dr. GAST durchaus naturgetreu gegeben werden. Ich könnte noch hinzusetzen, dass auch die späteren Stadien nicht im geringsten günstiger für die Richtigkeit der HOFFMANN'schen Auffassungen sprechen; wenn also KOLTZOFF keine besseren Stützen für seine Deutungen des *Ammocoetes*-Mesoderms hat, so wird es wohl auch um die Ursprünglichkeit dieser Somite recht bedenklich stehen — was ich übrigens aus eigener Anschauung der *Ammocoetes*-Entwicklung bereits wusste, und im »Nachtrag 3« der 22. Studie hervorhob.

Dass diese ganze Mesodermmasse wiederum ein Beispiel der auf unvollkommener Theilung beruhenden Unregelmäßigkeit von Somitbildung des Vorder- und Hinterkopfes abgiebt, braucht nicht erst

hervorgehoben zu werden: Wer ohne vorgefasste Meinung von der Richtigkeit und Durchführbarkeit der bisher geltenden Schemata die Erscheinungen der Mesodermbildung des Vorderkopfes auch der Squaliden ins Auge fasst, wird kaum irgend etwas Anderes davon bestätigt finden, als dass drei verschieden große Blasen auftreten, die ohne Weiteres als drei homodyname, auf je ein Somit zurückzuführende Gebilde angesehen wurden. Und diese drei Blasen sieht man auch in den späteren Stadien der *Acanthias*-Entwicklung, wird aber bemerken, dass die Größe der dritten, also der als III. Kopfhöhle geltenden, wesentlich geringer ist, als das Gebilde, welches auf Taf. 11 Fig. 12 u. 13 abgebildet worden: in der That entspricht die Blase nur dem vor dem Facialisganglion liegenden Abschnitt dieser Gesammtmasse, der Rest derselben löst sich zu Mesenchym auf (Taf. 12 Fig. 17).

i. *Galeus canis.*

Von *Galeus canis* besitze ich nur einige wenige Embryonen, darunter freilich seit vielen Jahren ein Stück, welches gleichzeitig mit denen conservirt ward, welche VAN WIJHE vorgelegen haben, als er in Neapel die Studien zu seiner bekannten Arbeit über die Metamerenbildung des Selachierkopfes machte. Ihm fielen damals zwei, mir ein Exemplar dieser drei gleichalterigen etwa 7 mm langen Embryonen zu. Seine Exemplare wurden sagittal geschnitten, auf Fig. 13 seiner 2. Tafel ist das eine abgebildet: mein Exemplar habe ich horizontal geschnitten und, obschon nach damaligen nicht sehr weit entwickelten Methoden behandelt, doch noch heute brauchbar befunden. Im vorigen Jahre erhielt ich noch weitere 5 Embryonen, einen von 8, einen von 9,5, zwei von 10 und einen von 13,5 mm Länge. Leider habe ich keine jüngeren Stadien zur Untersuchung gehabt, was um so mehr zu bedauern ist, als die vorliegenden in mehr als einer Beziehung die scheinbar einfachsten und gewiss für viele Beobachter desshalb primitivsten Verhältnisse der Mesodermgliederung aufweisen, die überhaupt bei Selachiern bisher zur Beobachtung gelangten. Dies bezieht sich auch ganz besonders auf die Occipitalsegmente, deren Größe und Regelmäßigkeit sogar die der bestausgebildeten bei *Pristiurus* übertrifft und gewiss niemals zu der Vermuthung Anlass gegeben haben würde, dass sie nicht als primitive Einheiten von Anfang an bestanden hätten. Hoffentlich gelingt es bald, jüngere Embryonen von *Galeus canis* zu beschaffen,

um das Zustandekommen dieser großen Occipitalsegmente genauer zu erforschen, zumal da, wie wir weiter unten sehen werden, der Vorderkopf gleichfalls die Auffassung unterstützen kann, als handele es sich um die allerursprünglichsten einfachsten Grundprocesse, denen die Gliederung des Mesoderms gefolgt sei, und nicht um eine nachträgliche Vereinfachung ursprünglich complicirterer Gestaltungen.

Dies vorausgeschickt, will ich beschreiben, was der in Sagittalschnitte zerlegte 8 mm lange Embryo VII 1 erkennen lässt.

Zunächst erscheinen die drei vorderen Kopfhöhlen in ihrer Längenausdehnung beinahe gleich groß, die Prämandibularhöhle etwas kleiner. Von innerer Gliederung durch Querwände ist nur bei der letzten, wie wir später sehen werden, die Rede — die Mandibularhöhle weist keine Spur davon auf, verhält sich vielmehr als einfache, einem hohlen Stiele, dem späteren Adductor, aufsitzende nicht sehr erweiterte Blase, deren Wandungen eine einfache, nur an der hinteren Seite doppelte Zellenlage bilden. Hinter der Mandibularhöhle, ihr dicht anliegend, aber ohne jeden Zusammenhang mit ihren Wandungen folgt die III. Kopfhöhle der Autoren, welche an der lateralen Außenwand die deutlichen Spuren einer Theilung in zwei ziemlich gleiche Abschnitte aufweist, welche Theilung indess weder auf der dorsalen oder ventralen noch auf der visceralen Seite sich wiederfindet. Nach hinten zu verengert sich die III. Kopfhöhle: sie scheint dort noch Stücke der folgenden, bereits rudimentär gewordenen IV. Kopfhöhle an sich gezogen zu haben, von der indess nur die viscerale und dorsale Partie in den Zusammenhang der III. Kopfhöhle aufgeht — und auch diese natürlich nur so lange, als die ganze Bildung dazu braucht, um als hintere Bestandtheile des Rectus externus vorübergehende Verwendung zu finden.

Bemerkenswerth aber ist, dass von einer Verbindung des vordersten Theiles der III. Kopfhöhle mit dem zum Adductor mandibulae werdenden Schlauch der Mandibularhöhle keine Spur besteht. Wahrscheinlich wird sich dieser Zusammenhang in den jüngeren und jüngsten, nicht zur Beobachtung gelangten Stadiennachweisen lassen; es ist aber charakteristisch für die rasche Beseitigung auch dieser primitiven Zusammenhänge, dass auf einem nur 8 mm großen Stadium und bei noch völlig intactem Zusammenhang des Hauptheiles der Mandibularhöhle mit ihrem Stiel dennoch keine Spur, auch nicht eine einfache Hervorragung an der hinteren Peripherie des oberen Theiles des Schlauches mehr von der ursprünglichen Zugehörigkeit

dieses hinteren Abschnittes der Seitenplatten zu der III. Kopfhöhle Zeugnis ablegt. Wer also diese Bilder etwaigen Speculationen zu Grunde legen wollte, würde gründlich fehl schließen, wenn er der III. Kopfhöhle überhaupt ihren Antheil an dem Mandibularschlauche ableugnen wollte. Der Antheil der Seitenplatten der Hyoidhöhle bleibt etwas länger in Zusammenhang mit dem hinteren Theile der III. Kopfhöhle, aber auch er gliedert sich rasch ab, und bei 9 mm langen Stadien ist dieselbe auch schon völliger Auflösung verfallen.

Bei Embryonen von 10 mm Länge ist die III. Kopfhöhle an Umfang so gewachsen, dass sie wesentlich größer ist, als die Mandibularhöhle resp. deren dorsaler Theil, auch beträchtlich größer als die Prämandibularhöhle. Aber nur ihre dorsale und viscerale Wandung zeigen noch den früheren epithelartigen Charakter, die ventrale und der hintere Theil der lateralen Wandung sind sehr dünn geworden, ihre Zellen sind weit aus einander gerückt und entsprechend platt. Leider habe ich keine älteren Stadien zur Verfügung, in der die Bildung der Muskelfasern des Rectus externus schon wirklich begonnen hätte: ich kann also nicht angeben, in welcher Weise die Umwandlung dieser großen Blase zu den verschwindenden Resten von Muskulatur sich vollzieht — auch nicht, wie sich die bereits kleiner werdende Mandibularhöhle an der Bildung des Rectus externus betheiligt.

Der hypobranchiale Zusammenhang der Mandibular- und Hyoidhöhlen mit einander und mit dem Pericard ist bei *Galeus canis* sehr gut zu sehen.

k. *Heptanchus cinereus.*

Wie ich schon in der 18. Studie bedauernd hervorgehoben habe, erlauben die in meinem Besitze befindlichen Embryonen von *Heptanchus* nicht, die anfänglichen Mesodermformationen zu studiren: die kleinsten Embryonen sind bereits 7—8 mm lang, lassen desshalb das Zustandekommen der vorderen Kopfhöhlen nicht beurtheilen. Immerhin bieten die Embryonen XXV 41 und 64, die von gleicher, oben genannter Größe sind, ersterer sagittal, letzterer quer geschnitten, interessante Aufschlüsse über die vorderen Kopfhöhlen, die mit ziemlicher Sicherheit darauf schließen lassen, dass *Heptanchus* auch für die Formation des Vorderkopfes sich eng an die übrigen Squaliden anschließt und keinerlei Berührungspunkte mit *Torpedo* bietet.

Auf dem genannten Stadium erscheint die Mandibularhöhle als ein ziemlich großer Ballon, dessen hintere und äußere Wand durch das Ganglion Gasseri beträchtlich eingedrückt ist, so dass die Verbindung mit dem Schlauch des späteren Adductor ähnlich wie bei *Mustelus* und anderen Squaliden durch eine Einschnürung bezeichnet und darunter mit einem nach außen und hinten vorragenden Knie versehen ist — der oberen Grenze des Schlauches resp. der aus ihm hervorgehenden Spritzlochmuskulatur. Der Schlauch selber hat sich bereits so gedreht und verbreitert, dass die Sagittalschnitte ihn überhaupt nicht mehr in seiner ganzen caudal-frontalen Länge, sondern schräg, erst die Außenseite, nachher die an einander gepresste, fast lumenlose Mitte und dann die innere, dem Munde zu gelegene Haupthöhle und ihre Wandungen treffen. Ventral steht der Schlauch der Mandibularhöhle deutlich mit der vorderen Verlängerung des pericardialen Mesoderms resp. Cölomwandungen in Zusammenhang, so dass auch *Heptanchus* für die Einheit dieser Mesodermabschnitte anzuführen ist.

Die III. Kopfhöhle bietet bei *Heptanchus* interessante Eigenthümlichkeiten dar. Eine ballonartige Höhlung scheint sie nicht zu erlangen, vielmehr weist sie bis zu Stadien von 23 mm Länge eine große Zahl von unregelmäßigen Querbalken auf, welche ihr Lumen nach den verschiedensten Richtungen durchsetzen und es in kleinere Abtheilungen gliedern. Fasst man diese Gliederung auf Horizontalschnitten ins Auge, so treten zuerst drei Abtheilungen auf, deren dorsalst gelegene zugleich auch die vorderste, über dem Hinterrand der Mandibularhöhle gelegene ist. Die größte der drei Abtheilungen ist die mittlere, die hinterste die tiefst gelegene, zugleich aber auch die am meisten von Querbalken schon von Anfang an durchzogene. Von allen drei Abtheilungen nehmen sehr unregelmäßig geformte Seitenplattenabschnitte ihren Anfang: die der vorderen Abtheilung scheinen unmittelbar an die Wandung der Mandibularhöhle anzustoßen und dort in dieselbe überzugehen; dieser Übergang ist aber schon in solcher Weise vollzogen, dass das Zellmaterial der vorderen Seitenplatten der III. Kopfhöhle schon in die Wandung des Mandibularschlauches, speciell seiner äußeren seitlichen Theile, d. h. der Spritzlochmuskulatur, aufgegangen ist. Die hinteren Seitenplattenabschnitte begeben sich sämmtlich in den Hyoidbogen.

Von den hinter der III. Kopfhöhle bis zur Glossopharyngeuswurzel befindlichen Somiten ist keine geformte Spur mehr erhalten: ihr Zellmaterial ist bereits zu Mesenchym aufgelöst und liegt unter-

schiedslos unter der Ohrblase und der Facialisganglionogruppe da, auch seinerseits Zellmaterial in den Hyoidbogen oder nach hinten in den Glossopharyngeusbogen entsendend.

Die Umwandlung eines Theiles der Wandungszellen der III. Kopfhöhle zu Muskelfasern geht offenbar schon zu der Zeit vor sich, wo die Querbalken anfangen, eine stärkere Entwicklung zu nehmen und aus der III. Kopfhöhle eine Art von wabenartigem Gebilde herzustellen. Von der Größe von 10 mm ab ist dieser Process in fortdauernder Zunahme begriffen, und nur der mittlere dorsale Abschnitt der III. Kopfhöhle scheint davon frei zu bleiben.

Gleichzeitig nimmt man auch an der großen Blase der Mandibularhöhle, dicht unter der Einschnürung, welche die obere, zipfelmützenförmige Partie abschnürt, aus welcher der Obliquus superior hervorgeht, eine Verdickung und Differenzirung der medialen Wandung wahr und erkennt unschwer aus der nach hinten zu sich vollziehenden Verbindung dieser Verdickung mit dem vordersten, fast zungenförmig auf die Wandung der Mandibularhöhle übergreifenden Ende der III. Kopfhöhle, dass es sich auch hier um autochthone Muskelfaserbildung der Mandibularhöhle zur Herstellung des M. rectus externus handelt. Bei *Heptanchus* liegt diese autochthone Muskelfaserbildung an einer dorsaler gelegenen Stelle der medialen Wandung als bei den anderen Selachiern (nu rbei *Acanthias* verhält es sich ähnlich); man sieht diese Muskelfasern an der Hauptblase der Mandibularhöhle noch lange nach Abtrennung des Obliquus superior; auf Sagittalschnitten von Embryonen von etwa 18 mm Länge kann man zwischen der Höhle des Obliquus superior und den Wandungen der noch sehr umfangreichen Mandibularhöhle sowohl die nervöse Verbindungsbrücke zwischen G. Gasseri und G. ciliare, als auch darunter den dorsalen, der medialen Wandung entstammenden Zellstrang erkennen, der die Muskelfasern des Rectus externus bilden soll.

1. *Scymnus lichia.*

Mit *Heptanchus* am ähnlichsten verhalten sich die vorderen Kopfhöhlen bei *Scymnus lichia*. Leider steht mir nur ein Stadium zur Verfügung, dieses aber in einem halben Dutzend von Exemplaren, welche, in den drei Richtungen in Schnitte zerlegt, erkennen lassen, dass *Scymnus*, wären seine Embryonen häufiger, von allen Selachiern vielleicht die klarsten Bilder histo- und morphogenetischer Structuren liefern würde.

Von der Mandibularhöhle kann ich berichten, dass sie auf dem in Rede stehenden Stadium von 10,25 mm eine Blase mit beträchtlichem Hohlraum bildet, welche aber wie bei *Heptanchus* durch das Ganglion Gasseri von hinten und außen tief eingestülpt wird. Im Unterschiede gegen *Heptanchus* wird die Blase der Mandibularhöhle aber auch seitlich dorsal noch mal eingestülpt. Ob diese Einstülpung indess eine natürliche oder durch die Conservirung bewirkte sei, muss ich zweifelhaft lassen; indess zeigt sie sich in gleicher Weise auf beiden sagittal geschnittenen Exemplaren und auf beiden Seiten. Die knieförmige Vorragung des Mandibularschlauches, aus der der Spritzlochmuskel hervorgeht, geht medianwärts in den hinter dem G. Gasseri liegenden Theil der Mandibularhöhle über und stößt dort an den Vorderrand der III. Kopfhöhle, damit wiederum andeutend, dass dieser Theil des Mandibularschlauches aus dem Seitenplattenmaterial eben des vordersten Abschnittes der III. Kopfhöhle hervorgegangen sei.

Die III. Kopfhöhle selbst ist ähnlich wie bei *Heptanchus* durch eine Anzahl von Querbrücken und Ausstülpungen in ein complicirtes System von Hohlräumen gegliedert, deren jeder in gleichfalls unregelmäßiger Weise noch Seitenplattenausläufer erkennen lässt. Erinnert man sich der Bildungen homologer Theile bei *Torpedo*-Embryonen, so erscheint es nicht schwer, in den complicirten Gebilden von *Heptanchus* und *Scymnus* Mittelglieder zwischen den Bildungen von *Torpedo* und den ganz einfachen, kaum gegliederten Blasen von *Scyllium* und *Pristiurus* zu erblicken. Es würden dann die Querbrücken und die unregelmäßig gestalteten Hohlräume die letzten Spuren der ursprünglichen Somite darstellen, die wir bei *Torpedo* noch ziemlich deutlich nachweisen konnten.

Es bleibt mir noch übrig, hervorzuheben, dass auf dem vorliegenden Stadium der *Scymnus*-Entwicklung der Mandibularschlauch ventral nicht mit dem Hyoidschlauch und dieser auch nicht mit den Hohlräumen des hypobranchialen Cöloms communicirt. Es existiren zwar zellige Verbindungsstränge zwischen all diesen Bildungen, und sie deuten auf einstmals bestanden habenden Zusammenhang auch der Hohlräume, aber thatsächlich existirt auf dem hier beschriebenen Stadium bei keinem der sechs Exemplare mehr eine Spur dieser Hohlräume in den Verbindungssträngen des Mandibular- und des Hyoidschlauches zu einander und zu den vorderen Verlängerungen der Pericardialmembranen. So wenig Bedeutung ich diesen Verhältnissen und ihren wechselnden Zuständen beilege, so halte

ich es doch für richtig, diese Variabilität hier wiederum hervorzuheben.

m. *Raja batis.*

Raja ist bisher von keiner Seite für die Beantwortung von Fragen der Segmentation des Kopfes in Anspruch genommen worden, zu großem Nachtheile der bisherigen Auffassungen, schon wegen der näheren Beziehungen der Rajiden zu *Torpedo.* Dass aber die Unterschiede in der Bildung des Kopfmesoderms der Embryonen von *Raja* und *Torpedo* fast ebenso groß sein würden, wie die zwischen den Squaliden und *Torpedo*, ließ sich nicht voraussehen, verdient aber eine um so sorgfältigere und detaillirtere Darstellung.

Es ist nur der Wahrheit gemäß, wenn ich berichte, dass ich bei der ersten Untersuchung kleinerer Embryonen von *Raja asterias* den Eindruck gewann, ich hätte mit z. Th. verdorbenem Materiale zu thun: sah ich doch zwar eine deutliche, blasenförmige Prämandibularhöhle, aber keine Spur einer Mandibularhöhlenblase und eben so wenig eine Blase der III. Kopfhöhle! Da die Embryonen von *Raja asterias* — wahrscheinlich auch diejenigen anderer Rajiden — zudem sehr zerbrechlich sind und leicht verletzt werden, so glaubte ich längere Zeit hindurch unvollkommene Präparate vor mir zu haben: so sehr wichen die Bilder des Vorderkopfmesoderms von Allem ab, was die übrigen Selachier aufwiesen. Als aber auch die best erhaltenen Embryonen von *R. asterias* diese scheinbar aufgelösten Gebilde erkennen ließen, und andere Arten der Gattung *Raja* ihnen darin glichen, ward mir klar, dass es sich um regelmäßige und desshalb um so wichtigere Abweichungen vom herkömmlichen Schema der mehr oder weniger complicirten Blasenbildungen des Vorderkopfmesoderms handelte — Abweichungen, die noch weiter gingen, als die schon von *Torpedo* bekannt gewordenen.

Embryonen von *Raja batis* in der Länge von 2 mm (VI 233) unterscheiden sich von gleich weit entwickelten *Torpedo ocellata* dadurch, dass ihr vorderes Körperende nicht einfach abgerundet ist, vielmehr vorn, am äußersten Ende der geraden Medullarplatten etwas vorragt und dort im Bogen gegen den Dotter umbiegt (Taf. 6 Fig. 11 u. 12). Ähnlich ist natürlich auch das Entoderm gestaltet, dessen Zusammensetzung aus Zellen vor Überfüllung des Zellplasmas mit feinen Dottertröpfchen kaum zu unterscheiden ist. Auch das bereits abgetrennte Mesoderm weist noch große Mengen von Dottertröpfchen

auf, so dass es an den späteren Kopftheilen überhaupt schwer vom Entoderm unterschieden werden kann, während doch schon 14—16 Urwirbel, von den occipitalen angefangen, neben der Chorda, deutlich gegliedert, vorhanden sind.

Von diesem Stadium aufwärts finden wir aber das Vorderkopfmesoderm in ähnlicher Weise differenzirt, wie wir es bei den übrigen Selachiern kennen gelernt haben: an der medialen, der Chorda nächst gelegenen Partie sehen wir die Zellen sich gleichmäßig an einander ordnen, als wollten sie ein Epithel bilden, sehen ihre Kerne sich nach der medialen Seite der Zelle lagern, während die andere Seite der Zellen, schmäler werdend und mit klarem Protoplasma gefüllt, sich gegen eine bereits in Andeutungen vorhandene Höhlung richtet; schließlich sehen wir auch, dass sich der ganze Contur der medialen Seite des Mesoderms in kleine Bögen mit dazwischen liegenden Furchen gliedert. Wenn diese Furchen, statt oberflächlich zu bleiben, mehr in die Tiefe drängen, so würden sie das Mesoderm des Vorderkopfes in Urwirbel von gleicher Größe getrennt haben, wie wir es am Rumpfe geschehen sehen. Diese Andeutung von Urwirbelbildung am Vorderkopf erstreckt sich bis an diejenige Masse des Vorderkopfmesoderms, welche in späteren Stadien zur Prämandibularhöhle wird und von der dorsalen Partie des Vorderentoderms erzeugt wird, nicht aber von der abgerundeten Spitze des Entodermsackes.

Wenn die Medullarwülste dicht vor dem definitiven Zusammenschluss stehen, und auch die Kopfplatten so weit aufgebogen sind, dass nur noch die Ränder des späteren Mittel- und Vorderhirns aus einander klaffen (Embryo VI 236), so überragt die Bodenplatte des Medullarrohres die blinde Vorderdarmtasche beträchtlich, und so lange noch kein Anfang zur Hirnbeuge gemacht wird, bleibt es auch so (VI 58). Sobald aber das Medullarrohr sich vorn zur Hirnbeuge weiter entwickelt, zeigt sich die Prämandibularzellmasse zu einer kegelförmigen Gestalt entwickelt, die nicht nur auf der dorsalen Wandung des Entoderms sich aufbaut, sondern auch dem Vorderende des Entoderms wie eine solide Kappe aufsitzt und als solche sowohl einen dorsalen wie einen ventralen Contur besitzt, welch letzterer dem ventralen Ectoderm des Vorderkopfes dicht anliegt, während der dorsale Contur von dem Boden des Medullarrohres bedeckt wird. Die Ectodermwandung, welche von dem Neuroporus bis zur Dottermasse sich erstreckt, also das ventrale Ectoderm des embryonalen Vorderkopfes bildet, zeigt gerade an der Stelle, an welcher die Spitze

der Entodermkappe sich befindet, eine kleine Einbuchtung: diese Stelle ist es, an welcher später die Hypophyse gefunden wird. Die Chorda ist auf diesem Stadium schon bis an die Prämandibularmasse zu verfolgen, läuft mit ihrem ganzen Volum in dieselbe ein, hebt sich aber von ihr dorsal nicht ab, wie sie das bei dem Entoderm thut; die specifische Differenzirung ihrer Zellen ist aber noch nicht weiter vorgerückt, als bis etwa auf die Querebene der späteren Darmpforte. Weiteres hierüber in der Studie über die Prämandibularhöhle!

Die fernere Gestaltung derjenigen Partien des Vorderkopfmesoderms, aus denen die Mandibularhöhle hervorgehen soll, ist von derjenigen anderer Selachier, auch der Torpedines, abweichend. Während alle Squaliden die bekannten großen Blasen bilden, deren Hohlraum sich ventral in die Höhle der Seitenplatten des Mandibularbogens fortsetzt, und deren Wandungen epithelartige Anordnung des sie zusammensetzenden Zellmaterials aufweisen, ist bei *Raja* kaum eine Spur von Blasenbildung zu bemerken, die Zellmassen aber, welche sich an der Stelle dieser nicht zu Stande gekommenen Blasen finden, sind unregelmäßig, fast schwammartig angeordnet und mit einer Menge kleinerer, unter einander communicirender Hohlräume ausgestattet (Taf. 6 Fig. 1, 2, 4, 5, 7, 9); gegen die mediale Seite zu sieht man mehrere dieser Hohlräume zu etwas größeren Lacunen zusammenfließen. Nur die äußerste dorsale Schicht dieser Zellen weist eine Anordnung auf, in der man auch noch Spuren der urwirbelartigen Gruppirung der Kerne erkennt; indess ist auch sie sehr gelockert und hat offenbar auf der Neuralseite schon eine beträchtliche Proliferirung von losem Mesoderm resp. Mesenchym durchgemacht.

Bei dem Vergleich dieser Bildung mit derjenigen, die wir bei *Torpedo marmorata* und *ocellata* kennen gelernt haben, ergiebt sich der Unterschied, daß zwar bei *Torpedo* keine einheitliche Blasenbildung, wie bei den Squaliden, aber doch eine Anordnung von größeren, zusammenhängenden Hohlräumen zu erkennen ist, die wie eine Art von Canalbildung die dorsalen Räume der Mandibularhöhle mit der ventralen Höhle der Seitenplatten in Verbindung setzt. Freilich sind die Wandungen dieser Canäle auch nicht regelmäßig gebildet; sie communiciren vielmehr mit einander an verschiedenen Stellen, so dass es überhaupt schwer fällt, sie einigermaßen isolirt darzustellen — dennoch aber ist das Bild, das sie gewähren, wesentlich von den Zuständen bei *Raja* verschieden. *Torpedo ocellata* würde

sich noch eher als *T. marmorata* zu einem Vergleich eignen, da die Wandungszellen ihrer einzelnen Canäle loser an einander liegen, als bei *T. marmorata* — aber man müsste doch die Canäle als solche erst sich auflösen und ihre Wandungen schwammartig durchbrochen werden lassen, ehe die Verhältnisse von *Raja* sich herstellen ließen. Diese Lockerheit der Wandung macht sich auch an dem ventralen Theile der Seitenplatten geltend. Im Übrigen bestehen und vollziehen sich die Lagerungs- und Umlagerungsverhältnisse bei *Raja*-Embryonen gleichartig mit denen der anderen Selachier. Hirn- und Kopfbeuge bewirken, dass das Mesoderm, auch ohne zu einer einheitlichen Blase geformt zu sein, dieselbe Gesammtgestalt annimmt, dass also vor allen Dingen der ursprünglich horizontal verlaufende ventrale Rand dieser vordersten Mesodermpartien sich mehr und mehr vertikal aufrichtet. Die Kopfbeuge zeigt sich anfänglich als scheinbare Vertiefung resp. Einstülpung des Ectoderms, was aber auch bei *Raja* selbstverständlich nur die passive Folge der Beugung resp. Knickung des ursprünglich horizontal gerichteten vorderen Körperendes des ganzen Embryos ist; an ihrer tiefsten Stelle liegt die Prämandibularzellmasse dem Ectoderm an; ihr Zusammenhang mit der Mandibularzellmasse seitlich von der späteren oberen Ecke der Mundöffnung bleibt häufig erhalten — zum Unterschied von anderen Selachiern, bei denen die Seitenplatten der Mandibularhöhle nur ausnahmsweise mit dem unteren und hinteren Winkel der Prämandibularmasse in Zusammenhang gefunden werden.

Der Embryo IV 192 lässt diesen unmittelbaren Zusammenhang der vordersten Theile der Mandibularhöhle mit den Seitentheilen der Prämandibularhöhle ziemlich deutlich hervortreten. Dieser Embryo misst 3,5 mm, die Medullarwülste sind zum Rohre geschlossen, auch der vordere Neuroporus ist geschlossen, bildet aber mit dem Ectoderm noch eine zusammenhängende Masse. Die Hirnbeuge hat schon einen Winkel von fast 90° erreicht, die Kopfbeuge ist aber erst im Anfange und zeigt zwei Einknickungen: eine vordere am vordersten Ende der Prämandibularmasse, aus welcher später die Hypophyse hervorgeht, und eine hintere an dem Zusammenhange des Vorderdarmes mit dem Kegel der Prämandibularmasse, d. h. an der oberen Grenze des späteren Durchbruches der Mundöffnung. Die ganze Nasenpartie des Vorderhirns fängt an, sich gegen den Dotter umzubiegen — kurz, die typischen Anfänge der Kopfbeuge. In diesem Stadium geht die seitliche Zellmasse der Mandibularhöhle in die der Prämandibularmasse über ohne irgend eine Grenzbezeichnung, so

dass, wüsste man nicht den Werth dieser Bildungen und ihre weiteren Differenzirungen zu den verschiedenen Augenmuskeln voraus, man gar keine Scheidung wahrnehmen dürfte.

Der lockere, schwammartige Charakter der Zellmassen, aus denen Mandibular- und Prämandibularhöhle anfangs beide bestehen, ist schon sehr deutlich: bei der Mandibularhöhle bleibt er bestehen, bis daraus durch Differenzirung und Reduction die definitiven Muskelbildungen hervorgehen; bei der Prämandibularhöhle dagegen tritt, wie wir später sehen werden, eine Blasenbildung nach Art derjenigen der Squaliden ein; die Prämandibularblase von *Raja* ist sogar größer, als die irgend eines Squalidenembryos — vielleicht um die bei *Raja* nicht zu Stande kommende Blasenbildung der Mandibularhöhle zu ersetzen.

Bei dem 4 mm langen Embryo VI 201 ist der Zusammenhang der beiden vorderen Kopfhöhlen noch ausgeprägter, als bei dem vorangehenden — vielleicht ist der Größenunterschied auch nur ein zufälliger und bedeutet keinen Fortschritt der Differenzirung, zumal da auch die Hirn- und Kopfbeuge um nichts weiter gediehen sind. In der That aber erscheint bei diesem Embryo die Prämandibularzellmasse nur als ein vorderer Anhang an der Mandibularmasse.

Ganz ähnlich verhält es sich mit Embryo IV 207, der gleichfalls mit 4 mm Länge in meiner Sammlung notirt ist: er ist jedenfalls weiter entwickelt als der vorige, da die Anfänge der Ganglienleiste über Mittel- und Zwischenhirn sehr deutlich wahrzunehmen sind, wovon bei dem vorigen noch keine Spur zu erkennen war. Ebenso unterscheidet er sich durch eine Zunahme der Kopfbeuge, denn hinter der Prämandibularzellmasse ist die Einknickung des ventralen Ectoderms etwas stärker, und eine Vorwölbung der später als Mundspalte durchbrechenden Partie ist wahrnehmbar als erste Andeutung der zunehmenden Aufrichtung dieser ursprünglich horizontal gerichteten ventralen Ectodermwandung. Die Textur der Mandibularhöhlenzellmasse bleibt schwammartig und geht als solche unmittelbar in die Seitentheile der Prämandibularmasse über.

Der nächst fortgeschrittene Embryo IV 215 zeigt eine etwas weiter herabgerückte Ganglienleistenentwicklung, aber noch hat keine Mesectodermzelle die seitlichen Grenzen des Medullarrohres überschritten, so dass das Mesoderm noch ganz frei von Beimischung dieser Elemente ist. Ein Unterschied in der Erscheinung der Mandibular- und der Prämandibularzellmassen beginnt jetzt sich geltend zu machen: erstere bleibt locker und schwammartig, die Zellen der

letzteren dagegen verdichten sich; dies lässt auf die Vorbereitung zur Blasenbildung schließen. Noch stärker tritt das bei dem Embryo IV 187 hervor, wo auch die Mesectodermbildung bis dicht an die Zellen der Mandibularmasse hinabgerückt ist. In Hirn- und Kopfbeuge sind Veränderungen kaum wahrzunehmen. Stärker dagegen ist die Kopfbeuge bei Embryo VI 188 geworden, wo nur das Stück gerade ventral von der Prämandibularzellmasse, also zwischen dem Hypophysenwinkel und dem späteren obersten Ende der Mundspalte, noch in der alten horizontalen Lage verharrt: das davor gelegene Nasengebiet ist hinabgebogen, dahinter die Wandung der späteren Mundspalte aber vorgewölbt und leicht aufgerichtet. Will man diese Unterschiede in der Textur des Gewebes der Mandibular- und der Prämandibularzellmassen in diesem frühen Stadium am genauesten feststellen, so dienen dazu Horizontalschnitte besser als sagittale.

Die folgenden Embryonen haben eine Länge von etwa 5 mm, mal etwas mehr, mal etwas weniger, und können nebenbei dazu dienen, eine wichtige Frage lösen zu helfen, welche durch die Feststellungen der vorigen Studie über die Bedeutung der Kopfganglienleiste zu einer brennenden geworden ist: welchen Antheil das Mesectoderm an der Production desjenigen Bindegewebes hat, das die Basis cranii und überhaupt die das Gehirn umgebenden Structuren bildet.

Die sämmtlichen bisher beschriebenen *Raja*-Embryonen ließen erkennen, dass an den Seiten der Hirnabtheilungen nur Ganglienleistenelemente sich befanden, die bei ihrer seitlichen Abwärtsbewegung bis an die dorsale Grenze der eigentlichen Mesodermbildungen, also der Somiten- und Seitenplatten des Vorderkopfes, aber auf keine anderen, sei es zusammenhängenden, sei es isolirten Zellelemente stoßen. Wenn schließlich eine Berührung beider aus verschiedenen Quellen herstammenden Zellgruppen zu Stande kommt, so scheint es anfänglich, als ob eine Stauung der Mesectodermelemente stattfinde und eine dichtere Masse sich bilde, in welche fortgesetzt von oben nachdrängende Zellen oder in ihr selbst stattfindende Zellvermehrung eine Art von Wall schüfen, der sich sowohl nach innen, wie besonders auch nach außen von der oberen Grenze der Mandibularhöhle auszubreiten sucht. Diesem sich stauenden Wall gegenüber bemerkt man eine entgegengesetzte Bewegung in den Randzellen der Mesodermmassen: ihre äußersten Zellen verlängern und isoliren sich und treiben Ausläufer gerade gegen den andrängenden Wall

der Mesectodermzellen; schließlich löst sich allmählich aus dem bisher ziemlich compacten Bestande der Mandibularzellmassen eine Zelle nach der anderen ab und wandert von der Innenseite um den Wall der Mesectodermmasse herum gegen die Hirnabtheilungen zu und in verstärktem Maße in den Hohlraum, den die Hirnbeuge geschaffen hat, um hier die Zellmassen der Basis cranii zu bilden. Das gesammte Bindegewebe, welches zwischen Medullarrohr und den Mesectodermplatten sich findet, nimmt um diese Periode der Entwicklung seinen Anfang und entstammt ausschließlich dem eigentlichen Mesoderm der Somiten resp. der vorderen Kopfhöhlen, ist somit sklerotomogen.

Untersucht man diese Verhältnisse auf Horizontalschnitten, so sieht man sofort, dass keine Mischung beider Zellsorten vor sich geht, dass vielmehr die allmählich immer weiter fortschreitende und dichter werdende Umhüllung des ganzen Gehirns durch Zellabkömmlinge der Kopfhöhlen in derselben Weise geschieht, wie die Bildung der bindegewebigen Umhüllung des Rückenmarkes an den Somiten des Rumpfes. So wenig diese Feststellung als solche neu ist, so wichtig ist es doch, an so vorzüglichen Objekten, wie die Selachier und besonders *Raja* es sind, einige Sicherheit über die Frage zu gewinnen, ob sich Mesectodermelemente an dem Aufbau der Umhüllungsmembranen oder an der Bildung der knorpligen Grundlagen des Schädels betheiligen. Die Bedeutung dieser Feststellung wird um so größer werden, je näher die Aufgabe rückt, eine phylogenetisch ausreichende Erklärung zu finden für die merkwürdige Thatsache, dass die sog. bindegewebigen Bestandtheile der Visceralbogen, also des ventralsten Theiles des Kopfes, ihren Mutterboden an den dorsalst gelegenen Theilen des Medullarrohrs resp. des gesammten Kopfes haben. Ich will mich an dieser Stelle nicht darauf einlassen, das, was mir als Erklärung vorschwebt, in Worte zu fassen. Dazu wird im Zusammenhang mit anderen Erscheinungen eine bessere Gelegenheit sich ergeben; aber die Betonung des Umstandes, dass, so weit meine Beobachtungen der Selachier-Entwicklung gehen, die Mesectodermelemente sich nicht an der inneren oder äußeren, häutigen oder knorpligen Umhüllung des Gehirns betheiligen, schien mir im Hinblick auf Äußerungen anderer Forscher[1] schon an dieser Stelle nützlich und geboten.

---

[1] In seiner »Entwicklungsgeschichte des Kopfes von *Petromyzon Planeri*« (Bull. Soc. Natural. Moscou Tome 15 1902 pag. 498) sagt KOLTZOFF: ». . . von weiteren Organen, an deren Entwicklung beim Neunauge die Betheiligung des Mesectoderms mir wahrscheinlich scheint, werde ich die Hirnhüllen und die

Bei den Embryonen, welche 5 mm oder etwas mehr Länge haben, macht sich schon eine stärkere Kopfbeuge bemerkbar. Anscheinend ist es eine größere Vertiefung dessen, was man bisher wohl die »Bildung der Mundbucht« genannt hat. Dass es sich indessen um keine »Mundbucht« und desshalb auch um keine »Vertiefung« hier handelt, wird wohl jedem halbwegs aufmerksamen Leser dieser Arbeit klar geworden sein; es handelt sich vielmehr, bei gleichzeitiger Vergrößerung der gesammten, den Vorderkopf bildenden Elemente und Organe, um eine fortgesetzte Beugung derselben nach der ursprünglich ventralen, dem Dottersack anliegenden Seite. Dieser Process, der mit dem Terminus technicus Kopfbeuge sehr gut bezeichnet ist, hat ebenso seine Motive, wie er auch seine Folgen hat; beide genau zu ermitteln und in ihre Componenten aufzulösen, ist eine der wichtigsten Aufgaben der Gesammtanalyse des »Kopfproblems«. Dass diese Processe den Schein einer »Vertiefung der Mundbucht« hervorrufen, ist richtig — prüft man aber die einzelnen Vorgänge gesondert, so sieht man, dass es sich eben nur um die größere Annäherung der beiden Schenkel der den Hypophysenwinkel der »Mundbucht« bildenden und ursprünglich horizontal gestreckten ventralen Wandung des Kopfes handelt. Und ventral in ihrer ursprünglichen Natur bleiben diese Theile der späteren Gesammtmundhöhle auch dann, wenn der eine Schenkel, nachdem er sich fast vertikal aufgerichtet hat, als wirkliche Mundspalte mit der ihr anliegenden Entodermwandung verschmilzt und in der Mitte durchreißt, der andere Schenkel aber als Gaumendach mit der Hypophyse und all ihren zugehörigen Bildungen in das Innere derselben geräth und von der späteren Oberlippe überragt wird. Dorsal, d. h. ursprünglich dorsal, ist erst jener Theil der Kopfwandung, welcher, vom vorderen Neuroporus anfangend, auf der Nahtlinie der Medullarwülste nach hinten verläuft und die Hirnhöhlen etc. überdeckt. Das Festhalten dieser topographischen Fundamentalpunkte darf man bei den weiteren Umwandlungen dieser ganzen Gegend keinen Augenblick außer Acht lassen.

Mit der »Vertiefungsbewegung« Hand in Hand geht auch die allmähliche Lageveränderung des Seitenplattenabschnittes der Mandibularhöhle; diesen Process habe ich bereits von den *Torpedo*-Embryonen genau beschrieben, möchte aber noch einmal darauf hin-

Membrana limitans des äußeren Ectoderms und auch überhaupt das lockere Bindegewebe notiren.«

weisen, dass die Aufrichtung dieses mandibularen Muskelschlauches nicht darüber täuschen darf, dass er ursprünglich von der Strecke an, wo er mit dem Hyoidschlauch zusammenhängt, bis zu dem Punkte, wo er mit der unteren, hinteren Ecke der Prämandibularzellmasse sich berührt, ventral ist und nicht als homodynam den Muskelschläuchen der übrigen Visceralbögen angesehen werden darf. Seine spätere vordere Wandung ist ursprünglich die ventralste Partie des Vorderkopfcöloms und richtet sich aus seiner ursprünglich horizontalen Lage nur zufolge der mit der Kopfbeuge in Zusammenhang stehenden Knickung und Aufrichtung der ventralen Gesammtwandung gleichfalls auf. Sein Zusammenhang mit dem Somitentheil der Mandibularhöhle ward gleichfalls durch die Darstellung bei beiden *Torpedo*-Arten in das richtige Licht gerückt; die Unterschiede, die sich bei *Raja* finden, beruhen auf denselben Eigenthümlichkeiten, die auch die Gesammtformation der Mandibularhöhle bietet: ihrer schwammigen Textur, welche die Bildung gesonderter Canäle oder eines einzigen Hohlraums verhindert.

Bei etwas weiter entwickelten Embryonen (VI 202) erkennt man übrigens den Ansatz zu einer etwas größeren Höhlenbildung auch innerhalb des schwammigen Gewebes der Mandibularhöhle, und zwar sind es gerade diejenigen Abschnitte, aus deren äußerer Wandung die Materialien für die Bildung des Obliquus superior genommen werden, welche sich zur Bildung dieser Höhle vereinigen. Dieselbe setzt sich aber nur selten in den Schlauch der zugehörigen Seitenplatten fort, wie es bei den Torpedinen und noch mehr bei den Squaliden geschieht; auch in dieser Hinsicht bildet *Raja* eine Ausnahme.

Um so wichtiger aber ist es, nochmals hervorzuheben, dass der Schlauch der Mandibularhöhle bei einer ganzen Anzahl von Embryonen von *Raja* mit der Prämandibularhöhle in directer Verbindung steht. Embryo IV 240 von 8 mm Länge lässt diese Communication der Prämandibularhöhle mit dem feinen Lumen des Mandibularschlauches auf das deutlichste erkennen: die Wandungen der einen stehen in ununterbrochenem Zusammenhang mit denen der anderen. Der Zusammenhang findet indess nicht mit dem mittleren Theil der Prämandibularhöhle, sondern mit der großen seitlichen Blase statt. Dass es keine regelmäßige Erscheinung ist, steht außer Frage — auch bei dem vorliegenden Embryo existirt er nur auf der einen Seite; es findet auf der anderen Seite zwar eine Berührung der Wandungen, aber kein Durchbruch der beiden Lumina statt. Derselbe Zusammen-

hang zeigt sich bei dem Embryo VI 321, nur ist der Communicationsweg ein recht schmaler und ebenfalls nur einseitig; auf der anderen Seite verstreicht das Lumen des Mandibularschlauches an der Stelle, wo die Zellen mit denen der Prämandibularhöhle in Contact treten. Dagegen zeigt Embryo VI 319 von 8,5 mm Länge nach beiden Seiten die deutlichste Communication der Prämandibularhöhlen mit dem Schlauche der Mandibularhöhlen, und das Gleiche findet sich bei dem 8 mm langen Embryo VI 317, und am allerdeutlichsten, wenn auch wiederum nur einseitig, bei dem Embryo VI 363. Man hat also wohl ein Recht, in diesen Beziehungen ein Geschehen zu erblicken, das *Raja* zum Unterschied von anderen — aber nicht allen! — Selachiern uns aufbewahrt hat, und das vielleicht von einiger Tragweite für das morphologisch-phylogenetische Verständnis der behandelten Bildungen ist.

n. *Raja radiata.*

Durch die Güte des Dr. BEARD bin ich in den Besitz von neun Exemplaren gut conservirter Embryonen von *R. radiata* gekommen, in der Länge von 2—8 mm.

Da über Natur und Beschaffenheit der Embryonen dieser Rochenart bisher nichts bekannt ist, so benutze ich die Gelegenheit dieser Publication über die Mandibularhöhle dazu, auch einige Angaben über die Beschaffenheit des Mesoderms der Occipitalgegend zu machen.

Der Embryo VII 508 von 2—3 mm (ein genaues Maß war unmöglich, da das hintere Körperende beschädigt war) zeigt im Bereich der Occipitalsomite beträchtliche Größenunterschiede, so zwar, dass zwischen zwei größeren Urwirbeln ein kleiner steckt, welcher nur halb so groß ist, als der auf ihn folgende und nur $^{2}/_{3}$ der Länge seines Vormannes besitzt. Prüft man den doppelt so großen Nachfolger, so erkennt man an ihm deutliche Spuren unvollkommener Theilung oder, wenn man will, Verschmelzung aus zwei kleineren Somiten. Ebenso ist der Vormann nur auf seiner äußeren Hälfte größer, als das mittlere Somit: proximalwärts gleichen sich beide aus. Welche Somite man hier vor sich hat, ist leider nicht leicht festzustellen, da noch keine Spur topographisch sicherer Anhaltspunkte vorhanden ist, weder die Vagusplatte, noch die Vorniere. Vor dem vordersten der eben erwähnten drei Somite setzt sich das Mesoderm in gleichmäßig geschwungenem Bogen nach vorn fort,

ununterbrochen, bis in die vorderste Spitze, nicht nur der Mandibularhöhle, sondern auch der Prämandibularhöhle. Und bis in diese äußerste Spitze hinein sind deutliche Spuren einer gleichmäßig fortschreitenden Somitbildung zu erkennen. Es ist natürlich, dass diese vorderen Somite nicht ebenso deutlich von einander getrennt oder auch nur durch die Gruppirung ihrer Zellen und Kerne oder durch gesonderte Urwirbelhöhlen ausgezeichnet sind, wie die Occipital- oder Rumpfurwirbel — aber wer das beiderseitige Kopfmesoderm dieses Embryos Schnitt für Schnitt prüft, wird bis in die Mandibularhöhle hinein deutliche Spuren der Metamerisirung erkennen, die sogar in gewissen Zellgruppirungen auch noch an den Seitentheilen der Prämandibularzellmasse in die Erscheinung treten.

Bei dem Embryo VII 506, der ebenso groß wie der vorige ist, zeigt sich schon eine stärkere Auflösung in den Componenten der einzelnen somitartigen Bezirke des Kopfmesoderms, und wer nur diesen Embryo gesehen hätte, würde von der Deutlichkeit der metamerischen Structur des Vorderkopfmesoderms, die der vorige aufweist, sich keinen Begriff machen können. Ob das auf individuelle Ursachen zurückzuführen, oder auf vorgerücktere Entwicklung zu schieben sei, lasse ich um so mehr dahingestellt, als der etwas größere Embryo VII 507 wieder deutlichere Reste von Somitbildung im Vorderkopf nachweist.

An diesem dritten Embryo, welcher bereits 4 mm Länge erreicht hat und eine deutliche Kopfbeuge besitzt, sind die Verhältnisse der Occipitalsomite bemerkenswerth durch die deutlichen Anzeichen der vorhandenen Verschmelzungen. Auch hier sind Abbildungen wirksamer als Beschreibung, wesshalb ich auf Taf. 7 Fig. 1—9 die wesentlichsten Schnitte wiedergebe. Sie beweisen, dass die vermeintliche Doctrin vom allmählichen Größerwerden der Kopfsomite bis zur Mandibularhöhle inclusive für *Raja*-Embryonen ebenso wenig stichhaltig ist, wie für *Torpedo*, und lassen unschwer erkennen, dass die Größe der Somite bis in die Mandibularhöhle hinein überall ziemlich die gleiche bleibt, dass aber ein Vorkommen anscheinend größerer Somite als wohl auf Verschmelzung beruhend angenommen werden darf.

In diesem Betracht ist es lehrreich und wichtig, die Gestaltung des prootischen Mesoderms und besonders der Mandibularhöhle ins Auge zu fassen. Letztere ist ähnlich wie bei *Raja batis* aus einem zusammenhängenden, schwammartigen Gewebe aufgebaut, das in gleicher Consistenz auch den Seitenplattenabschnitt bildet.

Am gebogenen dorso-frontalen Rande sieht man vier deutliche, durch niedrige Einschnitte von einander geschiedene kleinere Bögen, welche ungefähr die Ausdehnung der Rumpfsomite haben. Unter diesen kleineren Bögen finden sich auch kleinere Hohlräume, welche in diesem Stadium nicht mit einander verschmelzen und nur nach der parietalen Seite mit kleineren Hohlräumen, die zu den Seitenplatten führen, in gelegentlichem Zusammenhange zu stehen scheinen. Bemerkenswerth ist die Partie des Mesoderms, welche sich caudalwärts an die Mandibularhöhle anschließt und über dem Spritzlochsack liegt, also der III. Kopfhöhle der Autoren entspricht. Sie besteht aus zwei größeren, durch eine kleine Vertiefung der dorsalen Wandung von einander geschiedenen, somitartigen Abschnitten, welche in ihrer Größe den oben erwähnten Occipitalsomiten gleichen. Auch sie weisen innere, in die Länge gezogene Höhlungen auf, welche sogar auf den mehr proximal gelegenen Schnitten zusammenfließen. Hinter diesen beiden größeren somitartigen Mesodermabschnitten der III. Kopfhöhle folgen zwei kleinere, deren hinterer bis an den Hinterrand der vorderen Wand des Hyoidsackes reicht und dort wiederum an ein größeres Somit grenzt, das aber doch nicht so groß, wie die beiden über dem Spritzlochsack befindlichen ist. Ich glaube daraus schließen zu dürfen, dass die letzteren componirt seien und je einem doppelten Urwirbel entsprechen, was im Hinblick auf die bei *Raja batis* und noch mehr bei *Torpedo* beobachteten Verhältnisse nichts Auffallendes haben dürfte.

Vergleicht man mit diesen Befunden, was der schon oben behandelte Embryo VII 508 zeigt, so stimmen beide Embryonen annähernd überein, nur lässt sich noch nicht mit Bestimmtheit sagen, wie viele somitartige Abschnitte über dem Spritzlochsack bei 508 liegen, da derselbe noch nicht so bestimmt vom Entoderm abgegliedert ist, wie bei Embryo 507. Um so größer ist aber die Ähnlichkeit dieser Mesodermabschnitte mit denen der Mandibularhöhle, deren größere Ausdehnung und ununterbrochener Übergang in die Prämandibularzellmasse darauf schließen lässt, dass eine Vielheit verbundener Somite in ihr enthalten ist.

Bei dem Embryo 506 ist dagegen eine unregelmäßigere Bildung der dorso-frontalen Wandung des Vorderkopfmesoderms zu sehen; besonders tritt eine einzige längere Höhlung unter der Wandung der Mandibularhöhle hervor. Ob diese Höhlenbildung im Zusammenhang damit steht, dass auch die Occipitalsomite bereits eine ausnahmsweise ausgedehnte Höhlung aufweisen, vermag ich nicht zu sagen.

Thatsache aber ist, dass auch in diesen metaotischen Somiten eine Tendenz zur Blasenbildung bemerkbar wird, die wir an einem anderen Embryo noch stärker accentuirt treffen.

Bei dem Embryo VIII 509 von etwas über 4 mm finden wir wiederum die Mandibularhöhle in der allerklarsten Weise an ihrem dorso-frontalen Contur mit vier hinter einander folgenden, kleineren Bögen ausgestattet, denen ebenso viele, von einander getrennte Hohlräume entsprechen, die sich zum Theil in weitere Hohlräume gegen den mit schwammartigem Gewebe gefüllten Seitenplattentheil fortsetzen und dabei eine Andeutung der bei *Torpedo* beobachteten Halbcanäle erkennen lassen. In diese vier somitartigen Abschnitte sind aber nicht eingerechnet die äußersten, vordersten Bezirke der Gesammtmandibularhöhle, aus der nachher der Obliquus superior hervorgeht. Diejenigen Abschnitte, welche über dem Spritzlochsack liegen, lassen keine genaue Analyse ihrer Zusammensetzung mehr zu: eine bereits beträchtlich vorgeschrittene Auflösung der ursprünglichen Composition des gesammten Mesoderms erschwert die Rückführung auf somitartigen Ursprung. An dem metaotischen Theil erscheinen wiederum einige deutliche Verschmelzungen und zugleich die Bildung größerer Hohlräume.

Embryo VII 505, von 6 mm Länge, zeigt bereits beträchtliche Fortschritte. Der äußerste Theil der Mandibularhöhle, aus welchem der Obliquus superior sich hervorbilden soll, ist im Begriff, sich als gesonderte Blase zu constituiren, an der aber zwei gleich große Hohlräume bestehen, so dass auch hier Grund zur Vermuthung besteht, der Obliquus superior entspreche den seitlichen Theilen zweier Somite. Außerdem sieht man mehrere kleinere Blasen an der dorsalen Circumferenz eines größeren Gesammthohlraumes, welcher in den Seitenplattenschlauch übergeht, der seinerseits, wie bei *Torpedo*, deutlich in zwei Y-artige Äste gespalten ist. Der vordere Ast führt in den eben erwähnten größeren Hohlraum, der hintere in die unregelmäßige Zellmasse, welche die Verbindung mit den hinteren Abschnitten der Mandibularhöhle und den vorderen Theilen der über dem Spritzlochsack lagernden Zellmasse bildet, welche der III. Kopfhöhle entspricht. Diese Zellmasse lässt nur sehr undeutlich irgend welche Spuren einer Gliederung erkennen, wohl aber zeigt sie einen deutlichen Hohlraum, der sie von vorn bis hinten durchzieht und, wäre er größer, an die Blasenbildungen der Squaliden erinnern könnte. An diesem Embryo ist wiederum bemerkenswerth, dass die Occipitalsomite zu blasenförmigen Körpern geworden sind, wodurch jede

weitere Untersuchung, ob sie verschmolzen oder unvollkommen getheilt seien, wegfällt; die ballonförmige Gestalt macht solche Untersuchung unmöglich.

An einem in Querschnitte zerlegten Embryo von gleichfalls 6 mm Länge (VII 511) erkennt man wiederum die Blasenbildung an den Occipitalsomiten, zugleich aber auch die sehr deutliche Ausbildung einer Reihe kleinerer Blasen an dem äußeren oberen Rande der Mandibularhöhle. Die vorderen Blasen gehören der Prämandibularhöhle an, die folgenden zwei bilden die Durchschnitte des hier getheilten Seitenplattenabschnittes, die hinteren Blasen sind wohl auf die Reste der ursprünglichen Somite der Mandibularhöhle zu beziehen, welche den Übergang zu den Elementen der III. Kopfhöhle bilden.

Bei Embryo VII 503, von 7 mm Länge, finden sich die Occipitalsomite zu sehr beträchtlichen Blasen umgestaltet; ihre Wandung ist mehrfach so gedehnt, dass die sie bildenden Zellen fast so weit aus einander gerückt sind, wie die umgebenden Mesenchymzellen. Die Schnitte sind in Folge dessen auch mehrfach zerrissen, weil die Hohlräume zu zahlreich und nahe an einander liegen. An anderer Stelle wird auf diese Phänomene zurückgegriffen werden. An der Mandibularhöhle macht sich ein weiteres Auflockern der schon bisher ziemlich losen Textur des Mesoderms geltend: nur die ventralen Theile, also der eigentliche Muskelschlauch, aus dem die Kaumuskulatur hervorgehen soll, behält consistente Structur. Die Elemente der III. Kopfhöhle zeigen zwar schon einige Ansätze zur Faserbildung, daneben aber ist auch Unregelmäßigkeit in der Lagerung der sie bildenden Zellen zu erkennen.

Der letzte Embryo, den ich benutzen konnte, VII 501, misst 8 mm. Die zum Obliquus superior sich umgestaltende äußerste Partie der Mandibularhöhle schiebt sich schon sehr deutlich nach außen und oben über die Ganglienleistencommissur, welche das G. Gasseri mit dem G. ciliare verbindet, unter dieser Commissur aber geht ihr Lumen verschmälert in den vordersten Hohlraum der Mandibularhöhle selbst über — wahrscheinlich würden sich beide bei einem etwas vorgeschritteneren Embryo definitiv von einander getrennt haben. Die Mandibularhöhle zeigt Auflösung der lockeren bisherigen Bildungen, so dass man auf den ersten Blick überhaupt keine eigentliche Mandibularhöhle gewahr wird — alles stellt sich in Gestalt lockeren Mesenchyms dar. Die III. Kopfhöhle hat die Gestalt einer längeren Blase, an der noch die Composition

aus zwei gleich großen Theilen zu erkennen ist. Die Occipitalsomite zeigen geringere Blasenbildung, als bei dem vorher beschriebenen Embryo.

o. *Raja asterias.*

Von allen Selachiern, die mir bisher in die Hände gefallen sind, sind die von *Raja asterias* die schwierigst zu conservirenden wegen der außerordentlichen Zartheit ihrer Gewebe. Kaum eine Schnittserie ist intact: viele Schnitte sind so zerrissen, dass nur Bruchstücke brauchbar geblieben sind.

Immerhin reicht das Material, welches ich besitze, aus, um einige nicht unwichtige, die vorhergehenden Darstellungen über die Beschaffenheit der Mandibularhöhle und anderer Abschnitte des Kopfmesoderms vervollständigende Angaben zu machen.

Der jüngste Embryo (XXIV 355) misst 2,5 mm. Seine Medullarwülste sind noch durchaus flach und offen. Keine Spur von Rohrbildung ist wahrzunehmen. Die Chorda aber ist bereits durch die ganze Länge des Körpers frei vom Entoderm abgelöst, nur am Vorderdarm steckt sie noch in der dorsalen Wandung drin, welche ähnlich wie bei den anderen Rochen-Embryonen in eine sehr breite, die Grundlage der Prämandibularhöhle bildende Zellmasse ausläuft. Von der Somitbildung ist sehr wenig wahrzunehmen; eigentlich ist noch kein einziger Urwirbel zu erkennen — falls diese fast amorphe Gestalt des Mesoderms nicht auf Rechnung der Conservirung kommt, von der ich nicht ganz sicher bin, dass sie durch Sublimat geschehen sei. Jede andere, selbst die von Rabl so sehr empfohlene Platinchloridlösung hat zur Folge eine Quellung der Zellen, welche die feinen Conturen beginnender oder aufhörender Somitbildung zur Unkenntlichkeit verwischt.

Zwei ziemlich gleich große Embryonen (XXIV 365 und 366) von 3 mm Länge lassen bereits die specifischen Eigenschaften der Rochen-Embryonen erkennen. Das Kopfmesoderm ist zu schwammartiger Textur entwickelt. Was aber *R. asterias* gegenüber den beiden anderen *Raja*-Arten charakterisirt, ist eine sehr frühzeitig einsetzende Auflösung der Somitenmasse auch in der vorderen Occipitalregion, so dass man deutlich abgegrenzte Urwirbel eigentlich erst von Urwirbel *u* oder *v* an erkennen kann. Dabei sind die muskelbildenden Zellen schon im Begriff, Fasern zu bilden, aber diese hängen so mit einander zusammen, dass es schwer ist, in ihnen die einzelnen

Myotomgrenzen festzustellen. Die lateralen Partien dieser vorderen Occipitalsomite erscheinen aber in ähnlicher Auflösung oder Unordnung ihrer Zellen, wie die der Mandibularhöhle — wodurch ein weiterer Anhaltspunkt gegeben ist, die Mandibularhöhle gleichfalls als aus bereits völlig verwischten Somiten zu Stande gekommen anzusehen. Auch bei *R. asterias* wird diese Anschauung unterstützt durch das Auftreten kleinerer bogenförmiger Abschnitte am oberen und vorderen Rande der schon durch die Hirnbeuge gerundeten Mandibularzellmasse. In diesem Stadium ist kaum eine Spur eines größeren Hohlraumes in der Zellmasse der Mandibularhöhle zu sehen, nicht einmal in dem Seitenplattenabschnitte auf der ventralen Entodermseite. Auch der Mesodermabschnitt dorsal von dem späteren Spritzlochsack ist noch ohne Hohlraum und besteht aus ähnlichen, aber sehr flach zusammengedrückten Zelllamellen, die keine deutlichen Abschnitte wahrnehmen lassen, was um so weniger Wunder nehmen kann, als wir ja schon sahen, dass auch die Occipitalsomite keine halbwegs deutliche Gliederung mehr bewahrt hatten.

Erst bei dem 7 mm messenden Embryo XXIV 353 tritt eine Anzahl kleinerer, durch die ganze Ausdehnung der Mandibularzellmasse vertheilter Hohlräume auf, so dass ein Bild entsteht, welches durchaus denen von *R. batis* gleicht. Auch sind derweil die Zellen der Seitenplatten zu Schläuchen geordnet, und man erkennt die bekannte Y-Gestalt der *Torpedo*-Embryonen, freilich nicht in so gegliederter Ausführung. Wer aber an Bilder der Mandibularhöhle gewöhnt ist, wie *Pristiurus*, *Mustelus*, *Acanthias* und andere Squaliden sie darbieten, der wird in die größte Verlegenheit gerathen, in dem Bilde, das *R. asterias* gewährt, überhaupt eine Mandibularhöhle erkennen zu sollen; in der That sind all die Zellen, durch deren spätere Umwandlung sowohl der Rectus externus als auch der Obliquus superior gebildet werden, als zerstreute Elemente mitten in den übrigen Mesenchymzellen gelagert, und nur allmählich gelingt es dem vorbereiteten Auge, sie in dieser Umgebung ausfindig zu machen. Auch die III. Kopfhöhle wird nur durch wenige, in dünnem Zusammenhange horizontal gelagerte Zellen dargestellt, die eine Andeutung von drei kleineren Gruppen gewähren und sich natürlich der Diaspora der Mandibularzellen anschließen. Die kleineren Hohlräume der letzteren verbinden sich hier und da, um in einen ebenfalls nur schmalen Hohlraum des Mandibularschlauches einzumünden und so ein Bild darzustellen, das an die Structur von *Torpedo* erinnert, aber durch die größte Lückenhaftigkeit und Reducirtheit aller

Theile sich davon unterscheidet. Erwähnen möchte ich schon hier, dass auch die Prämandibularhöhle an dem schwammartigen Bau Theil nimmt, aber bereits eine Höhle aufweist, welche sich allmählich weiter ausdehnt, wenn sie auch nie die Dimensionen erreicht, die wir bei *Raja batis* angetroffen haben.

Ein Embryo von 8—10 mm (das Schwanzende war beschädigt) VI 368 zeigt die bisherigen Zustände verstärkt durch die weit ausgedehnte, ballonförmige Anschwellung der Prämandibularhöhle. Besonders hervorstechend ist auch bei ihm die Y-förmige Gabelung des Mandibularschlauches.

Ein weiterer Embryo von 11 mm (VII 370) zeigt die Obliquus superior-Abtheilung der Mandibularmasse zwar in deutlicherer Localisirung, aber immer noch als hohle Blasen mit ihr im Zusammenhange; die Aufrichtung und Y-förmige Gabelung des Mandibularschlauches ist noch bestimmter als bei dem vorigen, zugleich aber auch die Auflösung aller übrigen Theile der Mandibularmasse, so dass nur zerstreute Zellmassen den Weg andeuten, welchen die Faserbildung des Rectus externus demnächst einschlagen wird. Die Prämandibularhöhle nimmt noch an Umfang zu, eine Communication mit dem Mandibularschlauche, wie bei *R. batis*, ist indess nicht nachzuweisen.

Bei einem Embryo von 13 mm Länge (XXV 521) ist die Auflösung der Mandibularzellmasse bis zu dem Grade fortgeschritten, dass es thatsächlich unmöglich sein würde, dorsal von dem Mandibularschlauch auch nur die geringste Spur einer Mandibularhöhle oder ihrer sonstigen Erscheinungsformen aufzufinden. Den Mandibularschlauch sieht man bis auf die Höhe der Kopfbeuge resp. auch der dorsalen Spitze der Spritzlochtasche sich deutlich in der gewöhnlichen Gestalt unter dem G. Gasseri lagern; sein wahrnehmbares Ende erreicht er etwas jenseits der Stelle, wo die Y-förmige Gabelung beginnt. Wir werden weiterhin sehen, dass gerade diese Localität resp. diese Gabelung ein sehr werthvolles Argument zum besseren Verständnis desjenigen Theiles der späteren Muskulatur hergiebt, aus welcher der sog. Spritzlochmuskel hervorgeht. Auf den weiter nach innen gelegenen Schnitten sind aber keine irgendwie bestimmt geformten Theile der Mandibularzellmasse in solcher Weise zu erkennen, dass man sie sofort von den umgebenden Mesenchymmassen — die übrigens gleichfalls nur sparsam und in lockerer Ordnung vorhanden sind — unterscheiden könnte. Immerhin gelingt es bei sorgfältiger Prüfung einem an die betreffenden Bilder gewöhnten

Auge, auf der Strecke zwischen der noch sehr ausgedehnten Prämandibularblase und dem Facialisganglion einige dichtere Gruppen von Zellkernen zu finden, zwischen denen auch Andeutungen von feinen Fasern zu erkennen sind; es sind dies in der That die einzigen Spuren der III. Kopfhöhle resp. der hinteren Abschnitte der Mandibularhöhle. Auch die vorderste, äußerste Partie, aus welcher der Obliquus superior nachher zu ansehnlicher Stärke hervorgeht, ist auf diesem Stadium kaum aufzufinden, während die beiden Ganglien, zwischen denen sie ihren Ursprung aus der Mandibularzellmasse nimmt, das G. ciliare und G. Gasseri, durchaus deutlich und compact da liegen. Freilich muss ich hinzufügen, dass auf der einen Seite, und speziell auf der Innenseite des G. ciliare, zwei kleine Blasen sich finden, die durchaus den Eindruck machen, als seien sie die losgelösten Stücke der Mandibularzellmasse, aus welchen der Obliquus superior hervorzugehen habe. Da aber die Lage eine durchaus anomale sein würde — bei allen übrigen Selachiern findet sie sich auf der distalen Außenseite der Ganglien — so gebe ich diese Angabe mit allem Vorbehalt, obschon die weiter unten mitzutheilenden Verhältnisse die Wahrscheinlichkeit erhöhen, dass es sich wirklich um den Obliquus superior handle, dessen Vorstadium diese beiden Blasen bilden. Ob ein Paar Zellen, welche auf der anderen Körperhälfte dicht unter dem G. ciliare liegen, vielleicht diese selbigen Blasen darstellen, lässt sich leider nicht feststellen; sie können auch ebenso gut der innersten Schicht des Ganglions angehören; irgend welcher Zusammenhang mit anderen Zellen ist nicht aufzufinden.

Eine interessante Weiterentwicklung gewährt der Embryo XXV 517, welcher zwar nur mit 17 mm Länge bezeichnet ist, aber offenbar größere Länge besessen haben muss. Durchaus verändert ist das Bild, das sich jetzt von den Gebilden der Mandibularhöhle gewinnen lässt. Verfolgt man die Sagittalschnitte, in welche auch dieser Embryo zerlegt ist, von außen nach innen, so tritt als erster Repräsentant derselben die äußere obere Partie des Mandibularschlauches auf. Ungefähr 10 Schnitte weit stellt sie sich genau so dar, wie die Muskelschläuche der übrigen Visceralbogen. Dann aber erscheint eine Abweichung, die nicht ohne Bedeutung ist. Der jetzt auftretende R. maxillaris inferior trennt hier, wie überall, eine äußere und hintere von einer inneren und vorderen Partie des Mandibularschlauches. Unschwer ist es, in dieser Trennung die ursprüngliche Y-Gabelung der Seitenplatten wieder zu erkennen, die aber bei *R. asterias* das Bemerkenswerthe bietet, dass sie sich noch lange

in ihrem Zusammenhange mit den inneren, mesenchymatösen Elementen sowohl der Mandibular- als auch der III. Kopfhöhle hält. Dies erscheint um so paradoxer, als die vorhergehenden Stadien dieser Gebilde sich im Gegensatz zu den übrigen Selachiern völlig zu verflüchtigen schienen. Jetzt aber betont sich der Zusammenhang desjenigen Muskels, welcher aus dem äußeren hinteren Theil des Mandibularschlauches hervorgeht, mit den Elementen der III. Kopfhöhle ungleich stärker, als bei den übrigen Selachiern, und man kann den handgreiflichen Beweis vor sich sehen, dass derjenige Theil der Seitenplatten, welcher dem hinteren Aste der Y-Gabelung entspricht, aus sich den Spritzlochmuskel hervorgehen lässt, welcher also von vorn herein und bis in die Anfangsstadien der Bildung des Kopfmesoderms einen von den übrigen Theilen der Mandibularhöhle klar zu sondernden Ursprung besitzt.

Der innere resp. vordere Schenkel des Y setzt sich unterhalb des beide Schenkel trennenden G. Gasseri und dicht hinter dem Theil der Prämandibularhöhle, aus welchem der Obliquus inferior hervorgeht, dorsalwärts fort und bildet eine jetzt sehr viel deutlicher umschriebene Zellmasse, die nach oben in die gleichfalls compacter gewordene Masse des Obliquus superior ausläuft. Von Hohlräumen jenseits der Schenkel des Y ist keine Rede mehr: sowohl die Masse zwischen Prämandibularhöhle und G. Gasseri, als auch diejenige hinter und oberhalb des G. ciliare bestehen aus ziemlich dichtem, aber feinem Gewebe, das immer noch mesenchymatösen Eindruck macht und von der Gestaltung der homologen Bildungen bei *Torpedo* und noch mehr der Squaliden durchaus abweicht.

Dieselben Bilder giebt ein anderer Embryo von ähnlicher Länge, XXV 525, an dem vielleicht die vor dem G. Gasseri liegende Masse der Mandibularhöhle, aus welcher das vordere Stück des Rectus externus hervorgeht, noch compacter erscheint, als an dem vorigen, während die gleichfalls geschlossene Zellmasse des Obliquus superior schon von derselben abgelöst ist und über und hinter dem G. ciliare liegt.

Spätere Stadien zeigen dann die normale Gruppirung der einzelnen, aus diesen Anlagen hervorgehenden Muskeln und unterscheiden sich anscheinend in nichts Wesentlichem von den Verhältnissen der übrigen Selachier.

Erwägungen über die morphologischen Verhältnisse der Mandibularhöhle.

So wenig es möglich ist, ohne genaue Kenntnis der Zustände der Prämandibularhöhle, eine auch nur halbwegs abschließende Betrachtung der Mandibularhöhle und der hinter ihr liegenden Abschnitte des sogenannten prootischen Mesoderms vorzunehmen, ja so wenig auch, selbst bei Zuhilfenahme der merkwürdigen Bildungen der Prämandibularhöhle, ein Verständnis dieser vordersten Abschnitte des Mesoderms der Selachier — und damit wohl aller Wirbelthiere — gewonnen werden kann, welches all die Fragen beantworte, die auf Grund der herkömmlichen vergleichend-morphologischen Schablone an die Untersuchung der Selachierembryonen gerichtet werden, so möchte ich doch versuchen, durch Zusammenfassung der wichtigeren Resultate der vorstehenden Angaben das Verständnis derselben zu erleichtern und die wesentlichen Züge nochmal hervorzuheben, die auf das Zustandekommen dieser merkwürdigen Bildungen einiges Licht werfen.

Zunächst hebe ich hervor, dass die traditionelle Auffassung der großen blasenförmigen Kopfhöhlen der Squaliden als Exponenten je eines Somites, wie sie besonders van Wijhe begründete, durch die Darstellungen, die ich von den Bildungen der Mandibular- und von der III. Kopfhöhle bei beiden Arten der Gattung *Torpedo* gegeben habe, starke Einwürfe erfährt. Es war ja wohl begreiflich, bei Zugrundelegung der Zustände, die das Vorderkopfmesoderm bei *Pristiurus*, *Scyllium canicula* und *Acanthias* — den am häufigsten untersuchten Selachiern — bietet, diese Interpretation als eine wesentliche, ja grundlegende Einsicht anzusehen und sie, im Zusammenhange mit mehr oder weniger schematischen oder schematisirenden Eintheilungen der Branchio- und Neuromerie, als einen Theil der Lösung des großen, im Kopfe der Wirbelthiere gegebenen morphologischen Problems hinzustellen. So eine große Blase, wie die genannten Squaliden sie als Mandibularhöhle aufweisen, erschien so zweifellos als einheitliche Bildung, dass sie, wie groß auch ihre Unterschiede gegenüber den Occipital- und Rumpfsomiten sein mochten, schon wegen der übrigen, auf Grund des Schemas gewonnenen Anschauungen als homodynam betrachtet, ihre Abweichungen aber als Quantité négligeable behandelt wurden. Und da ähnliche Blasen als Prämandibularhöhle und als III. Kopfhöhle, einheitlich gebildet, gefunden wurden, so gab es eben drei vorderste

Somite, deren Beziehungen zu allen übrigen Gebilden des Vorderkopfes nach dem »Schema« geordnet und in Richtigkeit befunden wurden, wobei freilich in mehr als einer Beziehung ein Auge zugedrückt werden musste, sollte das Schema nicht zu Schaden kommen.

Mit den Resultaten genauerer Erforschung der Mesodermstructur und Entwicklung des Vorderkopfes der beiden *Torpedo* lässt sich nun diese Auffassung nicht festhalten: wie *Torpedo* schon bei Erörterung der Occipitalgegend sich unbequem erwies, so scheint das in noch höherem Grade am Vorderkopf geschehen zu sollen. Von einheitlichen großen Blasen der Mandibularhöhle und der III. Kopfhöhle ist bei *Torpedo* keine Rede: nur bei der Prämandibularhöhle ist die Blasenbildung durchgeführt; die Mandibularhöhle dagegen zeigt eine Anzahl complicirter Canäle und kleinerer Hohlräume, und die III. Kopfhöhle existirt als solche überhaupt nicht; an ihrer Stelle erscheint vielmehr eine Mehrzahl, in gewissen Stadien ganz von einander geschiedener, kleiner blasenförmiger Würfel. Bei *Raja* fehlen sogar die Canäle, und statt einer großen Blase existirt nur ein schwammartiges Gewebe, welches den Raum ausfüllt, den bei Squaliden die Mandibularblase einnimmt.

Begreiflicher Weise entsteht sofort die Frage, welcher dieser Zustände der ursprünglichere sei oder sich von dem andern ableiten lasse? Ob diese Frage überhaupt beantwortbar sei[1], ehe eine Gesammterörterung des Kopfproblems stattgefunden hat, mag mit Recht bezweifelt werden; denn so unähnlich, wie die Mandibularblase eines *Acanthias*-Embryos einem Rumpf- oder Occipitalsomit desselben Embryos, so unähnlich ist auch die Mandibularhöhle eines *Torpedo*-Embryos einem Urwirbel eben dieses *Torpedo*-Embryos. Hieraus wäre also zunächst zu schließen, dass Diejenigen, welche die Mandibularhöhle irgend eines Selachierembryos überhaupt einem einzelnen Urwirbel oder Somit gleichstellen, dafür ausreichende Gründe beibringen müssten und zugleich anzugeben hätten, wesshalb die Mandibularhöhle sich so ganz anders darstellt, als ein Urwirbel — so anders, dass in der That von verschiedenen Forschern ihre Auffassung als Somit abgewiesen worden ist.

In der That wird man auch durchgehends finden, dass keine directen Beweise für die Somitennatur der Mandibularhöhle vorliegen:

---

[1] scil. vom Standpunkt bisheriger morphologisch-phylogenetischer Anschauungen; die principiellen, von sog. entwicklungs-physiologischer Seite aufgeworfenen Competenzbedenken können einstweilen unberücksichtigt bleiben.

man hat vielmehr Analogieschlüsse angewendet und ist schließlich auf das von der vergleichenden Anatomie aufgestellte Schema eingegangen, welches in dem Adductor mandibulae einen homodynamen Muskel der übrigen Visceralbogenmuskeln erblickt. Und da erst BALFOUR und MILNES MARSHALL begannen, die genetischen Beziehungen der Augenmuskeln zu den Kopfhöhlen ins Auge zu fassen, so ward von ihren Nachfolgern als Urwirbel zur visceralen Hyoidmuskulatur gehörig der Rectus externus und als Urwirbel zur Mandibularmuskulatur der Obliquus superior angesehen — die Prämandibularhöhle aber, mit ihrer Production von vier verschiedenen Augenmuskeln, als ein problematisches Gebilde betrachtet, dessen Natur späterer Lösung vorbehalten blieb. Dass auch der Obliquus superior zu allerhand Unsicherheiten Anlass gab, ist weniger seinem Ursprung aus der Mandibularhöhle, als dem ihn innervirenden Trochlearis zuzuschreiben, dessen Natur als vordere Wurzel mit Recht sehr in Zweifel gezogen ward. Jedenfalls, wenn der Obliquus superior als der Myotommuskel der Mandibularhöhle angesehen ward, verdankte er das nicht einem nachweisbar ähnlichen Ursprunge mit den Rumpfmyotommuskeln, sondern nur dem Umstande, dass er überhaupt aus der Mandibularhöhle hervorging — einen Beweis dafür, dass diese Höhle resp. ihr dorsaler blasenförmiger Abschnitt einem Somit und nur einem Somit entsprach, konnte er indess nicht geben. So war es also durchaus nur eine Annahme, dass die Mandibularblase der Squaliden einem Somit entspräche.

Dass die III. Kopfhöhle ein größeres Recht darauf habe, als Repräsentant eines Somits gelten zu dürfen, lässt sich schwerlich besser begründen. Sie ward zwar als Producent eines Myotommuskels, des Rectus externus, angesehen, und der Rectus externus ward von einem Nerven innervirt, der von den meisten als ein homodynames Gebilde einer vorderen Wurzel betrachtet ward; auch war das viscerale Gebiet der III. Kopfhöhle durch den Hyoidmuskelschlauch eingenommen; und was sonst noch zur Vervollständigung des Metamers nach dem Schema gehörte, sollte sich im Facialis finden. So blieb es indessen nur, so lange man die Squaliden und ihre Embryologie als maßgebend ansah und die Einzelheiten nicht genauer ins Auge fasste. Aber auch schon bei Squalidenembryonen ließ sich nachweisen, dass die Ansicht, der Rectus externus sei ein ausschließliches Product der III. Kopfhöhle, auf einem Irrthum beruhe: dieselbe nimmt zwar Theil an der Composition dieses Muskels, aber sie ist weit davon entfernt, ihn ganz und ausschließlich

herzustellen: sein递Haupttheil oder wenigstens die Hälfte wird aus Abschnitten der Mandibularblase gebildet und gleichfalls von Zweigen des Abducens versorgt. Hierdurch ward das geltende Schema empfindlich durchbrochen, selbst wenn die Untersuchung sich auf die herkömmlichen Squalidenembryonen beschränkte. Ward aber eine Untersuchung von *Torpedo*-Embryonen vorgenommen, so musste das Bild eines einheitlichen Somits, welches die III. Kopfhöhle darstellen sollte, sofort verschwinden, denn es fanden sich an ihrer Stelle, zumal bei *T. marmorata*, eine Mehrzahl höchst distincter, blasenförmiger Gebilde, welche von einem an die Embryonalverhältnisse der Selachier gewöhnten Auge leicht als Umwandlungen ursprünglich zusammengedrängter, unvollkommen geschiedener Urwirbel angesehen werden konnten, und sich in der That auch auf solche, über dem Spritzlochsack bei Embryonen von 2—4 mm Länge sich vorfindende Gebilde zurückführen ließen. Da zudem die Einheitlichkeit des Nervus abducens schon früher angefochten war, und die größere Zahl seiner Wurzelstränge auf Composition schließen ließ — von dem Ramus recurrens bei *Heptanchus* und *Acanthias* zu geschweigen — so blieb in der That nichts Positives übrig, aus dem auf die Einheitlichkeit der III. Kopfhöhle geschlossen werden konnte. Durch genaue Untersuchung einer größeren Zahl von Embryonen verschiedener Squalidenarten ließ sich noch weiterhin feststellen, dass beträchtliche Varianten ihrer gegenseitigen Abgrenzung bei der III. und der Mandibularblase bestünden, und dass mehrfach ein hinterer Theil der Mandibularhöhle in den Bereich der III. Kopfhöhle gelangte, letztere mitunter überhaupt ohne Abgrenzung von der ersteren blieb: so fiel also auch dieses, dem bloßen Augenschein dienende Argument. — Der Glaube von der Nachweisbarkeit einer metamerischen Gliederung des Vorderkopfmesoderms in die genannten drei vordersten Kopfhöhlen reducirte sich also auf bloße Schemata, welche in letzter Instanz auf die traditionellen Lehren der vergleichenden Anatomie zurückführten. Diese selbst hatte sich ihre Anschauungen aus der Composition des Selachierschädels und seines Visceralbogenskelettes gebildet und die Homologien und Homodynamien aus dem Befunde des erwachsenen *Heptanchus*- und *Hexanchus*-Schädels construirt, ohne diesen Befund auf Grund der Genese kritisch zu controlliren.

Die in der vorliegenden Studie vorgenommene vergleichend-embryologische Untersuchung der vorderen Kopfhöhlen liefert nun eine breitere thatsächliche Basis, auf welcher fußend auch eine wesent-

lich verschiedene Auffassung ihres Zustandekommens und ihrer morphologisch-phylogenetischen Bedeutung erwachsen dürfte.

Aus den frühesten Stadien der *Torpedo*-Embryonen schließe ich zunächst, dass die Gliederung des Mesoderms — ich lasse absichtlich hier die Prämandibularhöhle noch ganz bei Seite — im prootischen Kopfabschnitt sich ursprünglich durchaus ähnlich verhielt, wie im metaotischen, und dass die Ohrblase überhaupt nicht als irgendwie qualitativ bestimmend für die Beschaffenheit der vor oder hinter ihr liegenden Theile des Körpers anzusehen sei. In dieser Auffassung — die sich übrigens auch bei anderen Forschern mehr und mehr Bahn bricht[1] — bestärkt mich besonders diejenige Partie des Mesoderms, welche als Äquivalent der III. Kopfhöhle der Squaliden anzusehen ist und als unvollkommen getrennte kleinere Somite über dem Spritzlochsack bei Embryonen von 2—4 mm Länge erscheint. Ebenso bestärkt mich darin das Bild der Structuren, die aus diesen kleinen Somiten hervorgehen, wenn der Embryo zu 8—12 mm Länge

[1] In seinem Vortrage »Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbelthierkopfes« (Verh. Anat. Ges. 16. Vers. 1902, pag. 37) spricht sich auch Froriep für den Wegfall der Unterscheidung prootischer und metotischer Urwirbel aus. Aber seine Begründung ist eine wesentlich andere, als die von mir angenommene. Ihm zufolge können gar keine prootischen Urwirbel existiren, denn von Haus aus liegen alle wirklichen Urwirbel hinter oder unter der Ohrblase, resp. dem Ectodermbezirk, aus dem die Ohrblase als solche später hervorgeht. Diese Auffassung steht im Zusammenhang mit der anderen Auffassung Froriep's von der Existenz eines besonderen präspinalen Abschnittes des Wirbelthierkopfes. Ich habe bereits in der 22. Studie zu zeigen mich bemüht, dass die Argumente, auf welche Froriep sich stützt, nicht stichhaltig seien: ein präspinaler Abschnitt, dem nach Froriep'schen Angaben sowohl die Mandibular- als auch die III. Kopfhöhle angehören würden, und der in schroffem Entstehungs- und Bedeutungsgegensatz gegen die darauf folgenden Theile des Kopfes und Körpers stehen soll, ist nicht nachzuweisen; die in der 22. Studie angeführten Argumente und die genaue Darlegung der Bau- und Ursprungszustände der betr. Theile in den beiden vorliegenden »Studien« nehmen den Darlegungen Froriep's, wie ich glaube, ihre Beweiskraft. Nicht, wie Froriep angiebt, mit dem von ihm *u* genannten Urwirbel hört oralwärts die Urwirbelbildung auf, sondern sie erstreckt sich, wenn auch in verschleierter und nur annähernd nachzuweisender Form bis an oder sogar in die Prämandibularzellmasse.

Dass die Gehörblase keine den Urwirbeln gegenüber topographisch constante und fest bestimmte Lage von Anfang an einnimmt, gestehe ich Froriep um so lieber zu, als die Ectodermpartie, aus der dieselbe sich herstellt, nur einen Theil des allgemein in den Dienst des Seiten- und Schleimcanalsystems gestellten Ectoderms vorstellt, dessen Differenzirung und Umlagerung im Zusammenhang mit der phylogenetischen Gesammtgeschichte des Wirbelthierkörpers und -Kopfes wohl noch zu weiteren Erkenntnissen führen wird, von denen heute kaum erst eine Andeutung vorliegt.

angewachsen ist; denn in diesen Stadien finden sich die beträchtlich von einander gerückten blasenförmigen Körper, aus deren Umwandlung nachweislich die hinteren der, zunehmender Reduction verfallenden Abschnitte des Rectus externus hervorgehen. Von diesen 4—5 kleinen Würfeln stehen die caudal gelegenen in deutlichem, wenn auch gleichfalls schon der Auflösung verfallenem Zusammenhange mit dem Muskelschlauch der Hyoidhöhle — während die vorderen mit dem der Mandibularhöhle verbunden erscheinen: genau wie die ganze Blase der III. Kopfhöhle bei Squaliden im anfänglichen Zusammenhange hinten mit dem Hyoid- und vorn mit dem hinteren Theile des Mandibularschlauches steht, wodurch die Homologie beider Bildungen bewiesen wird. Da nun aber die Größe der kleinen Urwirbel über dem Spritzlochsack bei *Torpedo* durchaus conform der Größe der dahinter liegenden Urwirbel bis in das Occipital-, ja bis in das Rumpfgebiet ist, so entspricht die III. Kopfhöhle der Squaliden einer Mehrzahl bei *Torpedo*-Embryonen nachweisbar vorhandener Urwirbel und kann nicht als Äquivalent eines einzelnen Somits angesehen werden.

Wenn aber das Äquivalent der III. Kopfhöhle der Squaliden bei *Torpedo* nachweislich einer Mehrzahl von Somiten entspricht, so gewinnt man einige zuverlässige Anhaltspunkte für die Wahrscheinlichkeit der Auffassung, dass auch die Mandibularhöhle in ähnlicher Weise componirt sei; sind doch ihre hinteren Abschnitte bei Embryonen von 8—12 mm Länge durchaus gleich gestaltet den blasenförmigen Würfeln, welche das Äquivalent der III. Kopfhöhle der Squaliden bilden und geht doch aus ihnen die mittlere Partie des Rectus externus hervor, während der失 Haupttheil dieses Muskels eben aus den vorderen Abschnitten der Mandibularhöhle sich aufbaut. Wenn aber der hintere Abschnitt der Mandibularhöhle als ein besonderes Somit erkannt oder wenigstens als ein solches wahrscheinlich gemacht werden kann, so folgt daraus, dass die ganze, etwa 4—5mal größere Mandibularhöhle nicht auch nur einem Somit verglichen werden darf. Und wenn nachgewiesen wird, dass beträchtliche Abschnitte des Rectus externus aus den übrigen ebenfalls beträchtlichen Abschnitten der Mandibularhöhle hervorgehen, so gewinnt die Annahme an Boden, dass diese Abschnitte der Mandibularhöhle ebenfalls einer Vielheit von verschmolzenen Somiten entsprechen, deren Dimensionen von Hause aus schwerlich größer waren, als die der übrigen Somite des *Torpedo*-Körpers. Es ist sogar nicht unmöglich, da sie von Hause aus

zusammengedrängt angelegt werden und wenig Raum zu ihrer Entfaltung finden, dass sie noch kleiner waren als die dahinter folgenden, somit also, der späteren Ausdehnung zufolge, einer größeren Zahl mit einander verschmolzener Somite entsprechen, als man bei einfacher Messung des Umfanges annehmen würde. Diese die Mandibularhöhle ursprünglich zusammensetzenden Somite liegen bei den jüngsten Embryonen auf beiden Seiten der Kopflappen, und oft genug kann man bei beiden *Torpedo*-Arten den unmittelbaren Anschauungseindruck gewinnen, dass man es hier in der That mit einer Reihe an einander gedrängter kleiner Somite zu thun habe, deren Vielheit nur noch durch kleine partielle Wölbungen ihres oberen Randes und gelegentlich durch kleinere Spalten und Hohlräume angedeutet wird, welche beide sich hier und da auch bei *Raja*-Embryonen nachweisen lassen.

Da nun die äußersten und vordersten Abschnitte dieser Gesammtmasse der Mandibularhöhle das Material zur Bildung des Obliquus superior hergeben, von dem ich oben (pag. 11) den Beweis zu führen suchte, es entspräche zwei ursprünglich gleich gearteten Abschnitten, welche zwei primitiven Somiten zugehörten, und da weiterhin die, diesen äußersten Theilen der Mandibularhöhle, aus denen der Obliquus superior hervorgeht, dicht anliegenden Theile derselben Mandibularhöhle in den vordersten Bezirk des Rectus externus sich umwandeln — so darf man wohl mit Recht schließen, dass die ganze Mandibularhöhle einer beträchtlichen Zahl verschmolzener Somite entspricht, die man ungefähr auf 4—5 schätzen darf.

Wenn man aber die zum Obliquus superior gewordenen beiden äußersten Abschnitte der Mandibularhöhle als aus dem Verbande derselben abgelösten Somiten zugehörig ansehen darf, welche durch ihre Funktion als Augenmuskeln in ähnlicher Weise umgestaltet wurden, wie die aus der Prämandibularhöhle hervorgehenden übrigen Augenmuskeln, so kann natürlich der Obliquus superior nicht, wie es das bekannte Schema behauptet, der einzige, das Myotom der als II. Somit angesehenen Mandibularhöhle repräsentirende Muskel sein. Das Schema erleidet also durch die an *Torpedo* gewonnenen Resultate der Beobachtung Schiffbruch, und die auf dasselbe basirten Homologien und Homodynamien werden hinfällig.

Nachweislich geht aber aus dem äußersten vordersten Winkel der Mandibularblasen auch der Squaliden der Obliquus superior hervor, nachweislich wird auch bei Squaliden der vorderste und hauptsächlichste Abschnitt des Rectus externus aus Material der

Mandibularhöhle gebildet — somit ist wohl als festgestellt anusehen, dass die Mandibularhöhle auch der Squaliden, nag sie auch noch so einheitlich als Blase auftreten, doch iner Vielheit verschmolzener Somite entspricht.

Es tritt nun aber von selbst die Frage auf: worauf beruht die ei Squaliden fast durchgehends beobachtete, merkwürdige Blasenestalt? und wie erklärt sich vom phylogenetischen Standpunkt aus er Unterschied in der Bildung der Mandibularhöhle und der III. Kopföhle der Autoren zwischen ihnen und den Torpedines und *Raja*?)ass die Blasenbildung keine Beziehung zum Aufbau irgend eines auernden Gebildes des Selachierkörpers haben kann, geht aus ihrem ergleichsweise frühen Verschwinden hervor: schon bei Embryonen on 14—16 mm Länge von *Scyllium canicula* ist die Mandibularblase aum mehr als ein schmaler Spalt, die III. Kopfhöhle aber hat ich fast völlig aufgelöst und zeigt nur einen unregelmäßigen Längstreifen von Muskelfasern. Wir haben es also nur mit einer vorüberehenden Bildung zu thun, deren wesentliche Bedeutung in die ersten tadien des Embryonallebens zu fallen scheint.

Schon in der 18. Studie nahm ich die Gelegenheit wahr, von iesen Bildungen zu sprechen, als es sich darum handelte, die ußergewöhnlich großen Blasen der Occipitalsomite bei *Heptanchus*-mbryonen zu beschreiben. Auf pag. 26 der 18. Studie schrieb ich: ... wie es zu dieser Blasenbildung kommt, welches ihre functionelle edeutung im Leben des Embryos ist, das bleibt freilich eben so unkel, wie die Bildung der großen Höhlungen der prootischen omite, die ja freilich alle durch Verschmelzung einer größeren Zahl on Somiten zu Stande kommen und in so fern morphogenetisch auf ndrer Basis stehen«. Es hat mich um so mehr gefreut in FRORIEP's ufsatz: »Einige Bemerkungen zur Kopffrage« (Anat. Anz. 21. Bd. 1902 ag. 547) eine Erörterung dieser wichtigen Frage zu finden, mit der h mich in manchen Punkten einverstanden erklären kann, wenn h auch in Einzelheiten differire. Die Übereinstimmung bezieht sich uf die Vermuthung, dass die Blasenbildung mit einer Excretionsunction in Zusammenhang zu bringen sei. Wie FRORIEP schon arauf hinweist, dass der gesammte Mesoblast als ein primordiales xcretionsorgan anzusehen sei, so dürfte vielleicht auch die blasenörmige Umgestaltung der Kopfhöhlen in einer vorübergehenden usübung dieser Function ihre Erklärung finden. Zunächst sind sie ben Abtheilungen des allgemeinen Körpercöloms; während aber das ölom des Rumpfes durch die Bildung der Vor- und Urniere sich

die später in Function tretenden Entleerungswege seiner Excrete schafft, kann das Kopfcölom auf ähnliche Entlastung nicht rechnen, denn die Vorniere fängt erst hinter den Occipitalsomiten an. Ich habe schon früher meine Zweifel ausgedrückt, ob die Kopfniere in der phylogenetischen Vergangenheit immer an diesem, gewissermaßen doch zufällig herausgegriffenen Mesomere ihren Anfang genommen haben sollte, und bin der Meinung, dass auch die Occipital- und die prootischen Somite bis zu der Mandibularhöhle — vielleicht auch noch bis zu der Prämandibularhöhle inclusive — an dieser Grundfunction und ihrer Ausgestaltung in früheren phylogenetischen Perioden Antheil hatten. Die allmähliche Localisirung der Respirationsorgane an dem Kopfabschnitt, die hohe Ausbildung der Sinnesorgane an demselben, die Zusammenschließung dieser Functionen in einen besonders solid gebauten Körperabschnitt haben es vielleicht bewirkt, dass diejenigen Functionen, welche entbehrt werden konnten, dem Kopftheil ab- und dem Rumpftheil zugewiesen wurden, so dass sich die Locomotionsorgane und die Excretionsorgane am Rumpf localisirten und am Kopf verschwanden. Recapitulirt wurden aber immer noch die Muskeln sowohl, wie das Cölom, ihre specifische Weiterbildung aber unterblieb — und so sind die Myotome zwar noch vorhanden, wandeln sich auch noch, so weit sie in den Dienst der Augen getreten sind, zu deren Muskulatur um, die Excretionsarbeit des Cöloms aber vollzog sich zwar noch beim Embryo, das Excret aber sammelte sich in Ermangelung ausführender Canäle entweder in den abgeschlossenen Partien der Mesodermmembranen in ballonförmigen Blasen oder ward durch den Zusammenhang mit der Pericardialhöhle dem allgemeinen Cölom zugeführt. Ob weiterhin, etwa bei Embryonen von 8 mm an, eine Aufnahme des Excretes durch irgend welche Blutbahnen die Entleerung der Blasen beförderte, oder ob eine andere Resorption eintritt, ist zunächst völlig unerfindbar — mangelt es uns doch an jeder Kenntnis des Stoffwechsels im entstehenden Embryo, die uns zur Entscheidung solcher Fragen als Anhaltspunkt dienen könnte. Die hier geäußerte Vermuthung ist desshalb auch nur ein ganz vager Versuch, auf der von Froriep eingeschlagenen Bahn weiter zu gehen, und vielleicht anzuregen, experimentell dieser Frage näher zu treten, so schwierig das auch sein mag.

Froriep seinerseits zieht in den Bereich seiner Hypothese noch eine Bildung, auf welche Chiarugi (Monitore Zool. Ital. Anno 9 1898 pag. 43) die Aufmerksamkeit gelenkt hat, indem er glaubt, das unpaare Verbindungsstück der Prämandibularhöhlen bei *Torpedo* stünde

lurch einen unpaaren Ausführungsgang, der in der Hypophysen-asche münde, mit der Außenwelt in Verbindung. Dieser Vermuthung :ann ich nicht folgen, da ich das von Chiarugi bezeichnete Gebilde ıls ein ganz anders zu erklärendes, ancestrales Residuum ansehe.)arüber wird die folgende Studie über die Prämandibularhöhle nähere ufklärung bringen.

Lässt man aber die Einschließung eines Excretes als zureichenden rund der Blasenbildung der vorderen Kopfhöhlen vermuthungsweise ;elten, so gewinnt man dadurch eine Erklärung ihres allmählichen rößerwerdens, der zunehmenden Verdünnung ihrer Wandungen und ler verschiedenen Ausbuchtungen und Zusammenschnürungen, die sie rleiden, je nachdem benachbarte Hohlräume oder feste Organe — . B. die Ganglien des Trigeminus — dieselben begrenzen. In der inheitlichkeit der Blasenbildung der Prämandibular-, Mandibular-ınd III. Kopfhöhle aber einen Beweis für ihren morphologischen Verth als Repräsentanten je eines Somites zu sehen, dürfte nicht änger zulässig erscheinen.

Wesshalb neben der vollkommenen Blasenbildung der Squaliden lie unvollkommenere der Torpedines und das gänzliche Ausbleiben lerselben bei *Raja* in die Erscheinung tritt, vermag ich freilich nicht inmal vermuthungsweise zu begründen. Wir stehen da vor Phä-omenen, die uns in ihren Zusammenhängen einstweilen völlig ver-chlossen bleiben. Vielleicht hängt die außergewöhnlich große Aus-ildung der Blase der Prämandibularhöhle bei *Raja* mit dem Ausfall ler eigentlichen Blasenbildung der Mandibularhöhle und der die II. Kopfhöhle repräsentirenden Bezirke des Kopfcöloms zusammen, velche *Raja* gegenüber allen anderen Selachiern auszeichnen.

Dass die hier dargelegte Auffassung sich von der Froriep'schen mmerhin beträchtlich unterscheidet, wird keinem aufmerksamen Leser entgehen. Schon die Fragestellung, welche Froriep Anlass ur Darlegung seiner Auffassungen giebt, unterscheidet sich von der neinigen, denn er forscht nach der ancestralen Function der Kopf-und Visceralbogenhöhlen und erblickt dieselbe in der Excretions-unction, während er die Bildung der Muskulatur als etwas Secun-läres auffasst. Hierin kann ich mich ihm um so weniger anschließen, ıls ich eben überzeugt bin, die Blasenbildung der Kopfhöhlen sei ein erst allmählich von den Selachier-Embryonen erworbenes Charak-eristicum, während die Ausbildung der Muskulatur an diesen vorderen Kopfhöhlen schon vor der Ausbildung der Blasen als solcher statt-gefunden habe als Recapitulation der uralten Urwirbelmuskulatur.

Eine eingehende Erörterung der in dieser Divergenz zum Ausdruck gelangenden Verschiedenheit der phylogenetischen Grundauffassung kann aber erst nach Darlegung anderer ontogenetischer Processe und Zustände der Selachier vorgenommen werden.

24. Die Prämandibularhöhle.

a. *Acanthias vulgaris.*

Von allen mir bekannt gewordenen Selachiern zeigt *Acanthias* die von Anfang an ausgeprägtesten Verhältnisse der Prämandibularhöhle, deren genaue Feststellung desshalb schon an sich werthvoll, aber durch den Nachdruck, welcher kürzlich durch Froriep in seiner Schrift: »Einige Bemerkungen zur Kopffrage« (Anat. Anz. 21. Bd. 1902 pag. 551 ff.) auf die vermeintlich tiefgreifenden Unterschiede in der Anlage eines spinalen und präspinalen Abschnittes gelegt worden ist, jedenfalls an Interesse gewonnen hat. Die Untersuchungen Froriep's sind an *Torpedo ocellata* angestellt, seine Angaben und seine Folgerungen scheinen sich ausschließlich auf die Embryonen dieses Selachiers zu beziehen: da mir aber der Thatbestand bei *Torpedo* natürlich bekannt ist, so erscheint es um so wichtiger, die Verhältnisse der *Acanthias*-Embryonen ausführlich darzulegen.

Bei Embryonen von 1,5 mm Länge, bei denen die Medullarwülste noch völlig offen und die Kopfplatten noch ganz horizontal gerichtet sind, stößt das blind geschlossene Entoderm dicht an das Ectoderm an, wo letzteres in die Medullarplatten umbiegt. Von irgend einer auf die Hirn- oder Kopfbeuge gerichteten Abweichung der geraden Streckung des vorderen Körperendes ist noch keine Rede.

Untersucht man in diesem Stadium auf Querschnitten die Differenzirung des Entoderms von vorn nach hinten, so stößt man auf folgenden Thatbestand. Die ersten 9—10 Schnitte (von 5 μ Dicke! zeigen nur die vordere Entodermkuppe, in denen noch kein Lumen zu sehen ist. Dann tritt ein centrales Lumen auf, um welches sich die Zellen der Wandung in mehrfacher, unregelmäßiger Schichtung gelagert zeigen. Schon nach wenigen, 3—4, Schnitten macht sich ein Unterschied in der Lagerung und Anordnung dieser Wandungszellen geltend. In der dorsalen Wand ordnen sich erst einige wenige mittlere Zellen in cylindrischer Weise so an, dass die Kerne,

dicht neben einander und senkrecht zum Lumen gerichtet, an dem äußersten Ende der zugehörigen Zellen liegen und meist nur in einer Schicht gefunden werden, obwohl hier und da auch näher dem Lumen noch Kerne in unregelmäßiger Lagerung gefunden werden, während die Zellen der seitlichen und ventralen Wandungen des Vorderdarmes in mehrfacher, nach wie vor unregelmäßiger Schichtung sich darstellen. Manchmal erscheint freilich auch die dorsale Wandung auf einzelnen Schnitten ebenso, aber schon die nächsten Schnitte lassen das zuerst geschilderte Bild wieder auftreten — seien es auch nur vier oder fünf mittlere Zellen, welche den Charakter der Cylinderzellen aufweisen — während ähnliche Gruppirungen der Zellen an der seitlichen und der ventralen Wandung nicht gefunden werden. Je weiter rückwärts, um so zahlreicher werden die cylindrisch geordneten Zellen — ich lese die Beschreibung von dem Embryo XXVI 338 ab — bis auf dem 19. Schnitt, vom Anfang der Entodermkuppe gerechnet, die ersten Zellen des seitlichen Mesoblasts der späteren Prämandibularhöhle getroffen werden. Auf den nächstfolgenden Schnitten sieht man nun, dass diese Mesoblastzellen in continuirlichem Zusammenhang mit den cylindrisch geordneten Zellen der dorsalen Entodermwandung stehen, aber von den nebenliegenden Zellen der seitlichen Wandungen des Entodermrohres getrennt sind und bleiben. Der zellige oder plasmatische Zusammenhang des eigentlichen Mesoblasts mit der Wandung des Entoderms ist bei dem vorliegenden Embryo auf einigen zwanzig Schnitten noch zu erkennen, auf den folgenden ist er schon aufgehoben. Dorsal ist dieser Zusammenhang des Mesoblasts mit den Ausläufern der die cylindrisch geordneten Zellen enthaltenden dorsalen Wandung sehr deutlich — mit den seitlichen Wandungen ist er weniger klar. Wichtig aber ist es, zu betonen, dass die Anordnung der cylindrischen Zellen frontalwärts weit über die Anfänge des eigentlichen Mesoblasts hinausreicht, dass also die Chorda a n l a g e — denn um diese handelt es sich bei der cylindrischen Gruppirung dieser Zellen — nach vorn bis fast an das vorderste Ende des gesammten Entoderms sich findet. Vom 40. Schnitt, caudalwärts gerechnet, beginnt bei diesem Embryo eine deutliche Absetzung der die Chorda bildenden Zellen der dorsalen Wandung als halbkugelige Vorwölbung, etwa vom 70. an trennt sich die Chorda von der Wandung des Entoderms durch eine deutliche Spalte ab, und auf den folgenden beginnt sie als gerundeter Strang ihre selbständige Existenz. So verhält es sich bei dem Embryo XXVI 338.

Ein etwas anderes Bild gewährt der fast gleichgroße Embryo XXVI 336. Auch hier sind die ersten 14—16 Schnitte — wiederum von 5 μ Dicke — durch die vordere blinde Partie des Entoderms geführt, es macht sich bei ihnen aber außer einer Lagerung der dorsalen Zellen in regelmäßiger und engerer Nachbarschaft noch besonders bemerklich, dass die gesammte dorsale Wandung dicker ist, als bei dem vorigen Embryo, auch noch eine untere Lage von Zellen erkennen lässt, welche dem eigentlichen Lumen des Darmes ein Dach bildet, so dass die obere Schicht als eine besondere Deckschicht darüber liegt (Taf. 8 Fig. 1). Auch erkennt man, dass diese obere Deckschicht seitlich die Conturen des Entoderms etwas überragt. Schon am 30. Schnitt findet man, dass aus dieser überragenden Ecke auf der rechten Seite ein Paar Zellen aus dem eigentlichen Darmrohr herauszutreten anfangen, und man erkennt auch jene schon oft geschilderte feine Spalte zwischen der dorsalen und der seitlichen Wandung des Entoderms, durch welche eine Grenze zwischen jener dorsalen Deckschicht und der eigentlichen Darmwandung bezeichnet wird. Diese Spalte durchsetzt die Wandung und reicht bis in den vorspringenden Theil der Deckschicht hinein, so dass sie die austretenden Zellen mit der Deckschicht zu verbinden scheint. Dieses Bild gewähren die nächsten 8—10 Schnitte; zugleich auch gewahrt man, dass die in der Mitte der dorsalen Deckschicht gelegenen cylindrischen Zellen sich dachartig erheben und die Mitte der Medullarplatte eindrücken, so dass sie wie in einer Furche derselben gelagert erscheinen; es sind das natürlich die Zellen, welche den vordersten Theil der noch ganz in der Deckschicht festgehaltenen Chorda bilden. Auf den nächsten Schnitten sieht man, wie besonders auf der rechten Seite die ausgetretenen Zellen immer zahlreicher werden und einen besonderen Anhang des Entodermrohres bilden; auf dem 40. Schnitt erkennt man schließlich, wie dieser Anhang sich dreieckig gestaltet und den Anfang eines Hohlraumes aufweist, während gleichzeitig die eigentlichen Darmwandungen unter der Deckschicht sich mit dünner, keilförmig gestalteter Schicht berühren, resp. aus sich die centrale Chordazellmasse und die seitlichen Mesodermmassen abzutrennen suchen. Auf weiteren 17 Schnitten kann man diesen Zustand realisirt finden (Taf. 8 Fig. 5); dann folgt ein anderer, dessen Characteristicum darin gelegen ist, dass die Verbindung der seitlichen Mesodermmassen mit der Chorda aufhört, während letztere noch immer in der Wandung des Entoderms keilförmig eingequetscht erscheint, gegen die Medullarplatte aber als halbrunder Vorsprung

vorragt und einen entsprechenden Hohlraum in derselben ausfüllt. Die Mesodermmassen nehmen derweil immer mehr eine dreieckige Gestalt an, mit einem deutlichen runden Lumen und mit dem inneren Winkel in die verbindende Zellbrücke verlängert, welche sie mit der Chorda vereinigt. Man kann auf der Fig. 5 Taf. 8 sehen, dass das verbindende Stück zwischen Chorda und Mesodermdreieck bei der Ablösung des letzteren von der Chorda in den Verband de Dreiecks übergeht, und wenn man die weiteren Schnitte caudalwärts verfolgt, so kann man constatiren, dass die Zellen, welche die Brücke bildeten, gerade an der Stelle der Mesodermmasse sich finden, aus welcher die inneren Somitenwände hervorgehen, die also später in die eigentlichen Muskelzellen der Urwirbel sich umwandeln.

Diese Erkenntnis ist nicht ohne Bedeutung für die Beurtheilung eines anderen Verhältnisses, welches uns gerade an dieser Stelle interessirt, und dessen Verständnis uns aus der Betrachtung des Embryos XXVI 286 deutlicher werden wird.

Dieser Embryo ist etwas weiter entwickelt, als der vorige, was aus den flügelförmig aufgerichteten Medullarplatten hervorgeht. Zunächst ist zu erwähnen, dass erst auf dem 22. Schnitt, von der ersten Spur des Entoderms angefangen, das Lumen desselben getroffen wird (die Schnitte messen auch hier 5 μ), während schon 8—10 Schnitte vorher eine deutliche Differenzirung innerhalb der dorsalen Wandung des Entoderms von zur Chordabildung bestimmten und desshalb dachförmig in die Medullarwand hineinragenden Zellen erfolgt ist. Bald darauf, am 28. Schnitt, sieht man auf der rechten Seite zwischen Medullar- oder Kopfplatte und Ectodermwandung die ersten Zellen der eben angeschnittenen Mandibularhöhle, welche als solche aber noch keinen Zusammenhang mit dem Entoderm haben; auch der nächste Schnitt zeigt diesen Zusammenhang noch nicht, eben so wenig der dritte, aber an diesem sieht man schon seitlich von der Chordaplatte einen Höcker vorragen (Taf. 8 Fig. 6), der mit den Zellen der Mesodermwandung sich fast berührt. Die beiden nächsten Schnitte zeigen auf der anderen Seite den Beginn der Mandibularhöhle (Taf. 8 Fig. 7), der dann folgende aber den unmittelbaren Zusammenhang der bisher getrennten vorderen Theile der Mesodermmasse mit der Chordaplatte. Dieser Zusammenhang dauert auf den weiteren 6—7 Schnitten, dann löst sich die Mesodermplatte als gleichseitiges Dreieck von dem Entoderm resp. der Chordaplatte ab, letztere zeigt zwar noch ihren Zusammenhang mit dem Entoderm,

ist aber gegen das Mesoderm als runder Strang isolirt (Taf. 8 Fig. 8).

Der Embryo XXVI 314 ist wiederum etwas älter als der vorige, die Kopfplatten sind noch höher aufgerichtet (Taf. 8 Fig. 9), und das Lumen des Entoderms zeigt sich erst auf dem 23. Schnitt, nachdem bereits 8—10 Schnitte eine deutliche Einbuchtung der Medullarplatte haben erkennen lassen, in welche die erst flachere, nachher dachförmige Chordaplatte sich eingedrückt hat. Nach weiteren 10 Schnitten wird auf beiden Seiten der Anfang der seitlichen Mesodermmassen, d. h. also der Mandibularhöhlenwandung, sichtbar (Taf. 8 Fig. 10). Nach 3 weiteren Schnitten sieht man links schon ihren Zusammenhang mit der Chordaplatte, während derselbe rechts erst nach dem 5. Schnitt auftritt. Die Chordaplatte ragt selbst als ein fast spitzwinkliges Dreieck in die Medullarplatte hinein. Der Zusammenhang der Mesodermmasse, d. h. also des vordersten Theils der Mandibularhöhle, mit der Chordaplatte erstreckt sich über 12—14 Schnitte; auf diesen Schnitten kann man den Umfang der gesammten Chordaplatte mit Einschluss der seitlichen Brücken zu den Mandibularhöhlen beider Seiten von vorn nach hinten abnehmen sehen, und wenn man am 15. Schnitt angekommen ist, an dem der Zusammenhang der Mandibularhöhlen mit der Chordaplatte aufgehört hat, zeigt sich die letztere zwar immer noch wesentlich umfangreicher als weiter caudalwärts, aber doch schon in ihrer runden Gestalt; mit der eigentlichen Darmwand ist sie immer noch in Contact. Verfolgt man diese Abnahme des Umfangs der Chordaplatte, so erkennt man, wie sie zu nicht geringem Theile darauf beruht, dass die verbindenden Zellen je weiter nach hinten um so mehr in den Verband der Mandibularhöhle selbst übergehen, also Elemente der Somite werden. Und auch hier zeigt sich wieder, dass diese Zellen gerade an derjenigen Stelle der Somite sich ablagern, aus welcher die muskelbildenden Lamellen der Urwirbel sich aufbauen — speciell im Bereich der Mandibularhöhle aber zu den vorderen Theilen des Rectus externus werden, der sich, wie wir in der vorigen Studie erkannten, aus Elementen der inneren Wand der Mandibularblase herstellte.

Ich wende mich nun zu einem anderen, gleichfalls in Querschnitte von 5 μ zerlegtem Embryo derselben Größe, XXVI 220, will ihn aber in umgekehrter Richtung beschreiben, aus Gründen, die bald klar werden dürften. Ich beginne die Beschreibung mit dem 76. Schnitte vom Anfang der Medullar- oder Kopfplatten an, während

es vom Anfang des Entodermrohres der 54. ist. Dieser Schnitt (Taf. 8 Fig. 17) geht durch die Mandibularhöhle, deren innere proximale Abschnitte frei, aber in flach zusammengedrückter Gestalt mit gerade noch unterscheidbarem horizontalem Lumen neben der gleichfalls freien runden Chorda gelegen sind. Von diesem Schnitte frontalwärts findet man schon auf dem dritten Schnitte eine wesentliche Veränderung, in so fern auf beiden Seiten der etwas an Umfang zunehmenden Chorda die inneren Theile der Mandibularhöhlen mit den Chordazellen in dichtem Contact stehen, als gehörten sie eben so sehr zu den letzteren, wie zu den Zellen der Mandibularhöhlen. Auf den nächst vorhergehenden 2—3 Schnitten steht die Chorda auch mit dem Darmrohr noch in innigerer Beziehung, und ihr Zusammenhang mit den Mandibularhöhlen prägt sich noch mehr aus. Der 67. Schnitt vom Anfang des Körpers an zeigt die Chorda mit breiter Basis dem Entodermrohr aufsitzend, während der vorhergehende zugleich den Zusammenhang mit den Mandibularhöhlen in solcher Weise zeigt, dass der die Brücke oder den proximalen Theil des Mesoderms bildende Theil deutlich als ein integrirender Abschnitt der Chordaplatte erscheint (Taf. 8 Fig. 15 u. 16). Der Gesammteindruck, den dieser Schnitt macht, geht dahin, die Chordaplatte als aus drei mit einander eng verbundenen Theilen bestehend zu betrachten, deren oberster und mittelster die eigentliche Chorda, die beiden seitlichen und unteren das mesodermatische Somitenmaterial darstellen (Taf. 8 Fig. 14). Je weiter nach vorn, um so mehr verschmelzen diese drei Abtheilungen zu einer großen, breiten, mit dachähnlicher Spitze versehenen Platte, welche zwar noch immer mit den vordersten, flügelartig sich ausbreitenden Theilen der Mandibularhöhle zusammenhängt, aber dennoch Jedem, der diesen Abschnitt des embryonalen Selachierkörpers kennt, als Prämandibularzellmasse erscheinen wird (Taf. 8 Fig. 13). Diese Masse ist schließlich eben so breit wie das vordere Darmrohr selber, je weiter frontalwärts, also etwa auf dem 57. Schnitte, schon breiter, und wenn auf dem 55. Schnitte die beiden Flügel der Mandibularhöhle ein Ende haben, überragt diese dorsale Zellmasse das Entodermrohr seitlich beträchtlich (Taf. 8 Fig. 12). Nach einigen weiteren Schnitten hört diese seitliche Überragung auf, wohl aber bleibt dorsal von dem Entodermrohr die dachförmige Masse noch lange unterscheidbar, sogar weit über das Lumen des Entoderms hinaus, bis sie wenige Schnitte vor dem vordersten Ende desselben mit der Wandung desselben untrennbar sich vermischt (Taf. 8 Fig. 11).

In dem vorstehend beschriebenen Sachverhalt treten uns mehrere bemerkenswerthe Zustände vor Augen, die ich hier kurz hervorheben will, um auch die weiter zu beschreibenden Entwicklungen in das richtige Licht zu rücken.

Zunächst erkennen wir, dass die Chordaanlage sich durch die ganze Länge der Prämandibularmasse wahrnehmen lässt und dass sie in dieser Zellmasse sich ebenso verhält, wie in den ersten Stadien an den übrigen Theilen des Entoderms. Irgend welcher fundamentaler Unterschied zwischen Prämandibularmasse, Mandibularmasse und den übrigen caudalwärts folgenden Körpertheilen ist somit nicht zu constatiren. Da die allmähliche Lostrennung und Selbständigmachung der Chorda von hinten nach vorn fortschreitet, so sehen wir sie zuletzt selbständig werden zwischen den Mandibularhöhlen; innerhalb der Prämandibularzellmasse erreicht sie nicht mehr die Ausbildung zur Selbständigkeit, ihre Bildungszellen vermischen sich mit den übrigen Elementen dieses vordersten Mesodermabschnittes in verschiedenem Grade, je nach den einzelnen Selachier-Arten. Die Frage nach den wahrscheinlichen Motiven dieser Entwicklungsdifferenzen der Chorda will ich hier nicht erörtern, dafür wird sich später der geeignete Moment einstellen.

Ein zweites Verhältnis, welches durch die dargestellten Schnitte eine helle Beleuchtung erlangt, bezieht sich auf die vordersten Abschnitte der Mandibularhöhle. Aus denselben geht später, wie wir in der vorigen Studie sahen, der Obliquus superior hervor. Wir sahen, dass von Anfang an zwischen diesen vordersten Partien der Mandibularhöhle und demjenigen Theil der Chordaanlage, welcher nachher völlig in den Zellverband der Prämandibularmasse einbezogen bleibt, genetische Beziehungen bestehen, dass also ein Theil der von Hause aus zusammengehörenden Elemente von auf gleichen Querebenen entstehenden Mesodermbildungen bei weiterer Entwicklung der Mandibularhöhle einverleibt wird, während der andere Theil der Prämandibularmasse verbleibt. Wir werden somit darüber aufgeklärt werden, wie es zu der Sonderung der den M. obliquus superior bildenden Zellen von der Mandibularhöhle kommt, und werden endlich den morphologischen Werth dieses Muskels und damit denn auch Antworten auf andere wichtige morphologische Fragen feststellen können, welche bisher durchaus dunkel blieben und zu den abenteuerlichsten und ungereimtesten Hypothesen (primordiales Überwandern des Zellmaterials von einem Antimer ins andere!) verführt haben.

Ich begnüge mich zunächst mit diesen Andeutungen und will nun weitere Befunde darstellen, wie sie sich an etwas weiter entwickelten Embryonen beobachten lassen.

Der Embryo XXVI 346, gleichfalls in Querschnitte von 5 μ zerlegt, zeigt den allerersten Anfang einer Hirnbeuge; da aber die Schnittführung darauf keine Rücksicht genommen hat, so sind die ersten 60—80 Schnitte etwas schräg ausgefallen. In Folge dessen stellen sich sowohl die Chordaplatte, als auch die Flügel der Mandibularhöhle — der künftige Obliquus superior — etwas höher resp. länger dar, als sie in Wirklichkeit sind, und daher sieht man auch den Zusammenhang der Chordaanlage, d. h. der späteren Prämandibularzellmasse, mit den nun schon eine deutliche Höhlung erlangt habenden Mandibularhöhlen auf breiterer Fläche, wie Taf. 8 Fig. 18 u. 19 zeigt.

Weitere bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten deckt der Embryo XXVI 322 auf (Taf. 9 Fig. 1—3). Wir haben es wieder mit einem um ganz Weniges weiter entwickelten Stadium zu thun, dessen Kopfplatten sich sehr genähert haben und nicht weit vom Zusammenschluss entfernt sind. Auch ist schon, wie bei dem vorigen, eine leichte Beugung des vorderen Theiles des Medullarrohres eingetreten, so dass die Querschnitte nicht mehr ganz senkrecht auf die Längsachse fallen. In Folge dessen ist die Prämandibularzellmasse gleichfalls in etwas schräger Richtung getroffen, wodurch die Chordaplatte und die ihr anhaftenden Mesodermmassen höher erscheinen, als sie bei genau queren Schnitten erscheinen würden. Auch das Lumen des Entoderms wird bereits etwas nach unten gedrückt, scheint aber zugleich von vorn nach hinten etwas zurückzutreten, so dass die vor dem Lumen liegende Partie des Entoderms, also die blinde Kuppe, an Länge zugenommen zu haben scheint. Das Lumen erscheint erst auf dem 60. Schnitte, von der Spitze der Kopfplatten an gerechnet, auf dem 37. von der Spitze des Entoderms an. Wenige Schnitte vor demjenigen, der das Entodermlumen zuerst zeigt, finden sich die ersten Abschnitte der Mandibularhöhlenflügel, die zufolge der etwas gebogenen Vorderkopfachse in schräger Linie getroffen werden. Verfolgt man nun die Schnitte weiter caudalwärts, so zeigt der 7. Schnitt den deutlichsten Zusammenhang der Prämandibularzellmassen mit der Mandibularhöhle, die beiden folgenden Schnitte noch mehr, der 5. Schnitt zeigt sogar einen noch weiter zurückliegenden Zusammenhang, und erst die nun folgenden lassen auf das allerdeutlichste erkennen, dass die Partie, welche der Prämandibular-

höhle integrirend angehört, auf den weiter folgenden Schnitten eben so integrirend zu der Mandibularhöhle übertritt und dort jene innerste, proximale Partie bildet, welche dicht neben der nun isolirten Chorda liegt und die innere Wandung der eigentlichen Urwirbel herstellt.

Noch um einen Schritt weiter findet man diese Verhältnisse bei dem Embryo XXVI 331 entwickelt. Die Hirnbeuge ist bereits so weit gediehen, dass der Querschnitt fast die untere Wandung des Vorderhirns der Länge nach trifft. So ist denn auch beiderseits die Mandibularhöhle beträchtlich weiter nach vorn gerückt und überragt die nach unten und hinten sich umbeugende Prämandibularmasse beträchtlich. Wenn man diese Verschiebungen nicht sorgfältig und in ihren kleinsten Veränderungen ins Auge fasst, wird man die Beziehungen dieser vordersten Partien der Mandibularhöhlen zu der Prämandibularmasse nicht in der richtigen Weise begreifen; es ist desshalb dringend zu empfehlen, die Untersuchung der *Acanthias*-Embryonen von 1—2 mm Länge auf Querschnitten zahlreicher Individuen anzustellen.

Um die Umgestaltungen und Lageveränderungen der Prämandibularmasse bei Embryonen von weiteren Entwicklungsstadien zu verstehen, wird es nöthig sein, Beschreibung und bildliche Darstellung der Sagittalschnitte dieses und früherer Stadien zu geben.

Bei Stadien von weniger als 1 mm Länge ist die Chorda überhaupt noch nicht aus dem Verbande mit dem Entoderm herausgetreten, auch nicht in dem hinteren Teile des Körpers; über die Beziehungen, welche zwischen Entoderm, Chorda und Mesoderm dabei obwalten, mich hier auszusprechen, liegt indess keine Veranlassung vor und würde mich auf ganz andre Gebiete drängen, als hier behandelt werden sollen.

Ein Embryo von 1,5 mm Länge, XXVI 225, zeigt die Chorda aus dem Entoderm losgelöst in der hinteren Hälfte des Körpers, während sie, zumal in dem vorderen Drittel, noch ganz im Entoderm drin steckt und am vorderen Entodermende überhaupt noch nicht differenzirt erscheint. Das Mesoderm zeigt in diesem Stadium bereits 4—5 freie Urwirbel.

Embryo XXVI 298, von 1,8 mm Länge und 10 freien Urwirbeln, weist eine freie Chorda bis zu dem vordersten Viertel des Körpers auf; von da an liegt sie noch im Contact mit der dorsalen Wandung des Entoderms, kann aber doch deutlich unterschieden werden bis zu dem vordersten Achtel der Körperlänge, wo sie in der Prämandibularzellmasse verschwindet resp. aufgeht. Prüft man nun von dieser

Medianebene ausgehend die seitlich daneben liegenden Schnitte — sämmtlich wiederum 5 μ messend — so sieht man die seitlichen Mesodermmassen von der Chorda durch einen Zwischenraum geschieden bis zu diesem vordersten Theil, wo die Prämandibularmasse mit der gleichfalls vorderen Hälfte der inneren Wandung der späteren Mandibularhöhle in zelligem Zusammenhange verbleibt. Wir erkennen also auch hier wiederum den ursprünglichen Zusammenhang der Prämandibularzellmasse mit der vorderen Hälfte der Mandibularhöhle (Taf. 9 Fig. 4).

Bei dem Embryo XXVI 288 (Taf. 9 Fig. 5) zeigt sich schon eine leichte Hirnbeuge, und besonders stark ist die spätere Infundibulargegend durch Einknickung des Bodens der Medullarwülste bezeichnet. Verfolgt man von den Seiten zur Medianebene die Mesodermmassen, so kann man wiederum constatiren, dass die Mandibularhöhle mit ihrer vorderen Spitze bis an diese Infundibulareinknickung sich erstreckt; und da die Prämandibularmasse weit hinter dieser Einknickung ihren Anfang nimmt und unter derselben fort in die umgebogene Spitze des Vorderkopfes reicht, so kann man daraus entnehmen, dass derselben Querebene beträchtliche Abschnitte der Prämandibularzellmasse und der Mandibularhöhle angehören.

Stärker prägt sich die Zunahme der Hirnbeuge schon bei dem Embryo XXVII 325 aus, dessen Medianschnitt auf Taf. 9 Fig. 6 abgebildet ist. Man sieht die tiefe Einbuchtung der Infundibulargegend und die vor ihr, unter ihr und hinter ihr befindliche Prämandibularmasse. Man sieht auch, dass das Lumen des Entoderms hier schon vor der Infundibulareinknickung ein Ende hat. Bei x geht die Verdickung der Prämandibularmasse in eine zwar immer noch voluminösere Chordamasse über, zeigt aber doch deutlich eine Abnahme ihres Volumens. Verfolgt man nun diese einzelnen Abschnitte weiter lateralwärts, so stößt man schon auf den nächsten Schnitten auf eine wenn auch sehr undeutliche, doch immerhin wahrnehmbare Scheidung des hinteren Abschnittes der Prämandibularmasse in einen oberen und einen unteren Theil: der untere tritt in Zusammenhang resp. bildet die Fortsetzung der von hinten her neben der Chorda sich auch nach vorn ausbreitenden Mesodermmasse, welche je weiter die Prämandibularmasse von hinten her an Ausdehnung abnimmt, um so weiter nach vorn vordringt, so dass man wiederum deutlich erkennt, dass auch hier die vorderen Theile der Mandibularhöhle zu den centralwärts gelegenen der Prämandibularmasse gehören, und beide in einer schrägen Linie an einander stoßen.

Die eigentliche Entodermwandung kann man auch vor dem Ende des Lumens noch weiter unterscheiden, freilich steht sie mit der ihr dorsal angefügten Zellmasse in so unlöslicher Verbindung, dass eine eigentliche Grenze beider Partien nicht sicher zu bestimmen ist. Jedenfalls aber ist das Entoderm als solches auf der ventralen Seite mit Sicherheit bis beinah an die Spitze des Körpers zu verfolgen.

Dieses Stadium bahnt uns den Weg zum Verständnis der Verhältnisse, die uns bei solchen Embryonen entgegentreten, deren Medullarplatten zum Rohr geschlossen sind. Leider fehlen mir solche Zwischenstadien, an denen wenigstens noch der vordere Neuroporus offen geblieben ist; das solchen Verhältnissen nächstkommende Stadium bildet der Embryo XXVI 269 von 2,7 mm Länge, das ich auf Taf. 9 Fig. 7—10 abbilde. Der Neuroporus ist zwar schon geschlossen, aber der Zusammenhang der Wandungen des Ectoderms mit dem Vorderhirn besteht noch intact. Die Hirnbeuge ist durch eine mäßige, auf längere Strecke vertheilte Beugung der Grundplatte, der späteren Sattelkrümmung, gegeben; die Kopfbeuge hat auch schon begonnen. Innerhalb der Prämandibularmasse ist keine Spur eines Entodermlumens mehr aufzufinden, trotzdem die Masse caudalwärts von der Infundibulargegend beträchtliche Ausdehnung hat: wohl aber erkennt man eine Fortsetzung der eigentlichen Darmwandung in diese Zellmasse hinein, gerade in der Mittelebene und an der Stelle der Kopfbeuge, an welcher später die Hypophyse ihren Anfang nimmt. Indessen lässt sich nicht mehr nachweisen, dass die weiter nach vorn und speciell zwischen Infundibulargegend und Neuroporus liegende Zellmasse noch specifisch entodermatischen Charakter hätte. Eine Berührung der Chorda resp. der hinteren, auf die Chorda folgenden Partie der Prämandibularmasse mit den inneren Theilen der Mandibularhöhle hat fast völlig aufgehört, nur ganz vorn stoßen die Wandungszellen der letzteren an die Außenzellen der ersteren an (Taf. 9 Fig. 9), wodurch wiederum die metamerische Zusammengehörigkeit der hinteren Abschnitte der Prämandibularmasse mit den vorderen der Mandibularhöhlen wahrscheinlich gemacht wird. An die letzteren schließt sich nun auf den lateral gelegenen Schnitten die äußerste Kuppe der Prämandibularmasse an, welche in den weiter entwickelten Embryonen zur äußeren Wandung der eigentlichen Prämandibularhöhlen wird; dadurch wird die Wahrscheinlichkeit erhöht, dass die Prämandibularhöhlen serial homolog mit den Mandibularhöhlen sind, und wenn, wie wir vermuthen durften, die vordersten Theile der Mandibularhöhle oder Blase als Seitentheile

zu den hinteren Partien der Mandibularhöhle gehören, so würden die äußeren Partien der Prämandibularblase selber als Seitentheile zum vorderen resp. Haupttheile der Prämandibularmasse zu rechnen sein. Sind aber die inneren Theile der Mandibularhöhlen den eigentlichen Myotomabschnitten der Urwirbel homodynam, und dürfen die hinteren central liegenden Theile der Prämandibularmasse (zu denen, nach der eben geäußerten Hypothese, ein Theil der den Obliquus superior bildenden Zellen als Seitentheile ursprünglich zu rechnen sind) gleichfalls als homodynam solchen Myotomtheilen angesehen werden, so können wir annehmen, dass auch die innen von den Seitentheilen liegenden Zellmassen der Prämandibularhöhlen ursprünglich Myotomtheile dieser vordersten Mesodermpartien waren, zumal da wir in den jüngsten Stadien ja auch eine mittlere Partie der Prämandibularzellmasse als Chordaanlage ansehen mussten.

So wäre die Möglichkeit gegeben, in der Prämandibularzellmasse eine uranfängliche Differenzirung annehmen zu dürfen, welche in ihr die Anlage all der Gewebe und Organe erkennen ließe, die weiter rückwärts in der Gesammtconstitution des Selachierkörpers die Körperachse, die Muskulatur und den Darmcanal herstellen, und vielleicht würde es dadurch erleichtert, sowohl die aus ihr dauernd hervorgehenden Bildungen in ihrer morphologischen Natur und Herkunft zu verstehen, als auch die beträchtlichen, dem Untergang bestimmten Theile in ihrer ursprünglichen Bedeutung zu würdigen.

Dies erfordert aber eine weitere schrittweise Analyse der Veränderungen, welche die Prämandibularzellmasse bei den *Acanthias*-Embryonen durchmacht. Zunächst habe ich noch darauf hinzuweisen, dass schon bei dem eben behandelten Embryo der vorderste Theil der Prämandibularmasse durch die Infundibulargegend eine Art Einschnürung erfährt, die von den Seiten nach der Mitte zu gerichtet ist; dadurch wird ein vorderer kleinerer aber breiter Abschnitt fast ganz von der größeren und voluminöseren hinteren Partie abgeschnürt (Taf. 9 Fig. 7) und liegt in der Gegend der späteren Nasengruben. Bei anderen Embryonen, die um nichts älter erscheinen, als der eben behandelte, ist dieser vorderste Theil der Prämandibularmasse sogar völlig von dem hinteren getrennt, so dass auch in der Mittelebene kein Zusammenhang mehr besteht (Taf. 9 Fig. 11). Zugleich muss weiter bei diesem Embryo darauf hingewiesen werden, dass mit den Zellen des abgetrennten Stückes der Prämandibularmasse sich jetzt Zellen von den Seiten und von vorn her zu vermischen beginnen, die ganz anderer Provenienz sind, da sie nachweislich die

vordersten Producte der Ganglienleisten bilden, also Zellen theils nervöser, theils mesectodermatischer Natur sind. Es wird sich zeigen, dass es später schwer hält, diese Zellen von den ursprünglich entodermatischen der Prämandibularmasse zu unterscheiden.

Der Embryo XXVI 326 lässt ein mittleres Stadium zwischen den beiden eben erwähnten erkennen: die vordere Partie der Prämandibularmasse ist eben im Begriff, durch den gegen das Ectoderm erfolgenden Druck der Infundibulargegend von dem dahinter liegenden Haupttheil abgeschnitten zu werden; in der That ist dies Abschneiden hier auch schon in der Mittelebene erfolgt, auf den Seiten ist aber die Trennung noch nicht so scharf durchgeführt; da aber die Mesectodermzellen sich schon an dieser Stelle auszubreiten angefangen haben, kann man nicht mehr genau entscheiden, ob die Seitentheile der vorderen Prämandibularmasse noch mit denen der hinteren in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Jedenfalls ist die Trennung beider Abschnitte seitlich geringer als in der Mittelebene, wo auf längerer Strecke die Wandung des Medullarrohres dem Ectoderm dicht anliegt. Der hintere Haupttheil der Prämandibularmasse ist zwischen Infundibulargegend und vorderer Wandung des Entoderms eingeschaltet und gegen beide ziemlich scharf abgegrenzt. Seine Lage ist, der Zunahme der Kopfbeuge entsprechend, allmählich aus der horizontalen in eine schräge, beinahe vertikale übergegangen.

Bei dem Embryo XXVI 283, welcher noch nicht, wie der vorige, eine beträchtliche Anzahl von Mesectodermzellen in die Nachbarschaft der hier behandelten Vorgänge hat gelangen lassen, sieht man, wie die Infundibulargegend gerade die Trennung der vorderen und der hinteren Prämandibularmasse bewirkt, und wie es dabei den Anschein gewinnt, als würden einige Entodermzellen zwischen Medullarrohr und Ectoderm in den Verband des letzteren hineingedrückt. Der Embryo ist nur 2,7 mm lang — und dennoch ist diese Unterbrechung schon durchgeführt. Wir werden sehen, dass ein älterer Embryo, welcher in Horizontalschnitte zerlegt ist, doch eine halbrunde Entodermsäule zwischen Ectoderm und Vorderhirn bis beinahe an den Neuroporus sich erstreckend aufweist, und dürfen hieraus wohl schließen, dass die Entwicklungsphänomene der Prämandibularmasse sich nicht überall gleich abspielen.[1] Bei dem Embryo 283 sieht man

[1] Ich verweise auf die weiter unten folgenden Erscheinungen bei *Torpedo ocellata*.

sehr deutlich den Zusammenhang der äußersten seitlichen Partien des vorderen und hinteren Abschnittes der Prämandibularmasse, während gleichzeitig nach der Mitte zu dieser Zusammenhang schon aufgehört hat. Es ist wichtig, dies zu constatiren, wegen der Beziehungen dieser seitlichen Partie zu den später auftretenden sog. Anterior head cavities, d. h. den selbständigen seitlichen Blasen der Prämandibularhöhlen.

Schon der nächste Embryo XXVI 328 giebt Gelegenheit, dies Verhältnis näher zu studiren. Bis unter die primäre Augenblase kann man den äußersten seitlichen Theil der Prämandibularmasse verfolgen und gleichzeitig constatiren, dass auf dem ganzen Laufe Mesectodermzellen von oben, unten und außen ihn umgeben. Verfolgt man die Schnitte nach innen, d. h. der Medianebene zu, so kann man wiederum constatiren, dass diese ganze seitliche Partie der ursprünglichen Prämandibularmasse sich zu der sog. Anterior head cavity oder der PLATT'schen Kopfhöhle umformt und sich als solche von dem übrigen Körper der Prämandibularmasse abtrennt. Anfänglich bleibt sie freilich noch in Contact mit dem hinteren Hauptheil, aber man sieht schon an diesem Embryo, dass auch hier die Ablösung erfolgen soll. Der dorsal höchst gelegene Theil der PLATT'schen Kopfhöhle liegt ungefähr auf der Höhe der später zum Obliquus superior werdenden vordersten Abtheilung der Mandibularhöhlen — es liegt desshalb sehr nahe, diese seitlichen Theile der Prämandibularhöhlen den seitlichen Theilen der Mandibularhöhlen homodynam zu setzen, zumal da sie durchaus mit den Blasen der Mandibularhöhlen in einer Linie aus den Seitentheilen der ursprünglichen Entodermwandung hervorgehen. Dass sie später entstehen als die Blasen der Mandibularhöhlen, ist kein Gegengrund, da das gesammte Mesoderm der Zeit nach von hinten nach vorn entsteht, außerdem aber noch besondere Verhältnisse einen hemmenden Einfluss auf die Entfaltung seiner vordersten Abschnitte ausüben. Was es mit der PLATT'schen Kopfhöhle sonst auf sich hat, werden wir weiter unten erfahren. Fast von ihr getrennt, treffen wir nun bei diesem Embryo die eigentliche Prämandibularhöhle in ihrer ersten Differenzirung; man sieht, wie sich ein Lumen vorbereitet, und wie sowohl dorsal, als caudal davon die Wandung sich abrundet und zugleich vorspringt, so dass der Querschnitt einem Kartenherzen gleicht, dessen Spitze nach vorn gelegen ist. Die caudale Vorragung verringert sich auf den medianwärts liegenden Schnitten, und schließlich bekommen wir wieder dasselbe Bild, das uns schon der vorige

Embryo aufwies: eine mittlere Platte zwischen Infundibulargegend und Vorderdarm, aus welcher caudalwärts die Chorda hervorgeht. Distinctere Gliederung dieser Platte ist noch nicht nachgewiesen, obschon eine beträchtliche histologische Differenzirung der die Prämandibularmasse bildenden Zellen nicht zu verkennen ist. Während aber diese Prämandibularplatte mit der Chorda in der Mittelebene durch das Vorderhirn von der vorderen Partie abgeschnitten ist, kann man in dem freien Raum unterhalb des Neuroporus, also in der späteren Olfactoriusgegend, noch die Reste der Prämandibularplatte beobachten, doch machen sie den Eindruck des Zugrundegehens und liegen in lockerem Zustande herum. Außen von ihnen und auch vor ihnen lassen sich die vordersten Mesectodermzellen erkennen (Taf. 9 Fig. 12).

An dem Embryo XXVI 292 ist die Bildung der Platt'schen Kopfhöhle schon ganz von dem Zusammenhang mit der eigentlichen Prämandibularhöhle frei. Zugleich aber gewinnt man den Eindruck, dass sie nach vorn kaum noch bis an die Augenblase reiche, und dass die mittlere Partie der Prämandibularmasse, welche als Verlängerung des Entoderms bis zum Neuroporus eine Verbindung zwischen beiden Anterior cavities bildete, hier schon aufgelöst sei. Man findet zwar noch Zellen an der Olfactoriusgegend zwischen Neuroporus und Infundibulum — aber diese Zellen machen den Eindruck ausschließlich mesectodermaler Herkunft und stehen mit den dorsalen Partien der Ganglienleisten des Vorderhirns, dicht vor dem Neuroporus in Zusammenhang. Sie umgeben die Platt'sche Höhle wie schon bei früheren Embryonen und stehen auch in Zusammenhang mit dem Mesectoderm des Mandibularbogens. An dem Hauptheile der Prämandibularmasse erkennt man an diesem Embryo noch eine basale Partie, welche ihren ursprünglichen Charakter als vordere Verlängerung des Entoderms, d. h. des eigentlichen Vorderdarmes, noch durch innigeren Zusammenhang mit der Wandung des Munddarmes zu erkennen giebt; es sind aber nur 3 oder 4 Schnitte der Medianebene, die diesen Zusammenhang erkennen lassen, auf allen übrigen ist eine deutliche Scheidung zwischen Prämandibularmasse und Darm durchgeführt.

Bei dem Embryo XXVI 246 (Taf. 10 Fig. 1 und 2) sehen wir die Platt'sche Höhle genau wie die übrigen Kopfhöhlen eine epithelartige Wandung und ein in die Länge gezogenes Lumen gewinnen, ja wir können sogar schon schwache Andeutungen einer Theilung derselben in mehrere hinter einander liegende Abschnitte

erkennen. Bei dem Versuche aber, diese Abschnitte ihrem morphologischen Werthe nach richtig zu deuten, müssen wir vor allem nicht vergessen, dass der Längsdurchmesser dieser vordersten aller Kopfhöhlen ursprünglich parallel der Längsachse des Körpers lag, dass die jetzige schräge Lagerung des ganzen Gebildes durch die Kopfbeuge verursacht ist, dass somit die vordere Wandung ursprünglich dorsal lag, und die hintere ventral. Dieses Umstandes eingedenk zu bleiben, ist besonders wichtig bei der Betrachtung der späteren Umwandlungen, die die PLATT'sche Höhle erleidet — auch wegen der Homologa derselben, die wir bei anderen Selachiern finden. Übrigens sieht man auf beiden Seiten des vorliegenden Embryos die langen PLATT'schen Höhlen von immer zahlreicher werdenden Mesectodermelementen umgeben.

Bei Embryo 246 und 247 hat man nun besonderen Anlass, das Stück der Prämandibularmasse, welches zwischen Vorderdarm und Infundibulum liegt, unter dem Gesichtspunkte seiner genetischen Herkunft einer morphologischen Bestimmung zu unterwerfen, wie sie zwar mehrfach in der Litteratur ausgesprochen, aber noch nie so motivirt ward, um hinreichend gestützt zu erscheinen. Es wird Niemand entgehen, dass die bisher fast nur durch anscheinend unbestimmte und undifferenzirte Entodermzellen gebildete Masse schließlich doch auch eine Art von epithelialer Structur ihrer Wandungen und entsprechende Lumina zu erkennen giebt, die noch dadurch bemerkenswerther werden, dass sie durch Querwände unterbrochen sind, die eine Art von Gliederung andeuten. Auf Taf. 10 Fig. 2—9 habe ich Schnitte abgebildet, welche die Beschaffenheit dieses Theiles der Prämandibularmasse erkennen lassen. Man sieht, dass die PLATT'sche Höhle mit dem vordersten, resp. bei jetziger Lagerung ventralsten Theile derselben in Zusammenhang gestanden hat, während die hinteren, resp. jetzt dorsaleren Theile, an welche sich die Chorda anfügt, ohne Beziehung zu ihr bleiben, dagegen einen Zusammenhang, wenn auch nur leichter und offenbar vorübergehender Natur, noch mit den inneren Theilen der Mandibularhöhle erkennen lassen. Wie wir oben auf pag. 122 sahen, steht aber der vorderste Theil der Mandibularhöhle, d. h. der spätere Obliquus superior, in den Anfangsstadien von $1^1/_2$—2 mm Länge in Beziehung zu diesen hinteren medianen Theilen der Prämandibularmasse; letztere aber bildeten den homodynamen Abschnitt der auf sie folgenden Myo- und Sclerotomabschnitte des hinteren Theiles der Mandibularhöhle:

so gehen wir also wohl nicht fehl, wenn wir den dorsalen Theil des Mittelstückes der Prämandibularmasse, welcher auf Taf. 10 Fig. 5—7 abgebildet ist, als Umwandlung eben dieser Myo- und Sclerotomtheile des Obliquus superior ansehen und so eine bestimmte Auffassung des morphologischen Werthes jenes bisher räthselhaften Stückes, welches die Prämandibularhöhlen beider Antimeren in der Medianebene verbindet, gewinnen. Seine basale Partie darf man mit ziemlicher Sicherheit als den letzten Rest der entodermalen Wandung des zu Grunde gehenden vordersten Stückes des Darmcanales ansprechen, seine mittleren resp. vorderen und oberen Zellen als Reste der nicht mehr zur Ausbildung gelangenden Chorda, alles Übrige aber als mehr oder weniger verschmolzene Reste vorderster Urwirbel.

Mit diesen Auffassungen ausgerüstet, wollen wir nun die weiteren Evolutionen der Prämandibularmasse verfolgen.

Bei dem Embryo XXVI 131 von etwa 5,5 mm Länge ist die Platt'sche Kopfhöhle noch als lange, schräg von der Mandibularhöhle bis unter die Augenblase verlaufende, von epithelartigen Wandungen umgebene Bildung zu erkennen (Taf. 10 Fig. 23). Sie ist aber völlig getrennt von der eigentlichen Prämandibularhöhle, welche unter und hinter ihr als ballonartige Blase beginnt, deren Wandungen nicht mehr, wie bisher, ein geradliniges Dreieck bilden, sondern gerundet und gewölbt erscheinen. Aus den kleinen herzförmigen Bildungen, als welche die Prämandibularhöhlen zuerst erscheinen, beginnt sich also jetzt eine jener Vorderkopfblasen zu formiren, wie sie für diese Periode des Embryonallebens charakteristisch sind. Näher der Medianlinie zeigt sich diese Blase aber durch eine von der vorderen nach der hinteren Seite ausgespannte Querwand in einen oberen und unteren Hohlraum gespalten; diese Membran geht aber bald wieder verloren, und nach der Mitte zu ist die Höhle wieder eine einzige; ihre hintere Wandung freilich ist von einer doppelten Zellreihe gebildet, an welche sich die stark gebogene Chorda ansetzt. Schon bei dem vorigen Embryo sahen wir die Theilung des mittleren Stückes der Prämandibularmasse durch Querwände: vielleicht bezieht sich dieselbe auf die letzten Reste der hier zu Grunde gehenden Metamerisation, und man darf in den verschiedenartig gestalteten Hohlräumen und Wandungen dieses verbindenden Mittelstückes der Prämandibularhöhlen vielleicht auch von der Mandibularhöhle getrennte Urwirbelreste erblicken. Dass diese Auffassung aber »kein leerer Wahn« sei, dafür giebt es noch weitere Indizien,

die ich hier anschließen will, wenn sie auch die Darstellung der Sagittalschnitte unterbrechen, durch Beschreibung des Befundes, den Horizontalschnitte von 4—5 mm aufweisen.

Embryo XXVI 244 ist 4,5 mm lang. Verfolgt man seine Horizontalschnitte von der Horizontalebene an, auf welcher die Occipitalsomite und die Chorda getroffen sind, so sieht man um die letztere herum Mesenchymzellen in nicht allzu dichter Masse, aber ohne irgend welche Gliederung sich lagern; daneben folgen die Urwirbel, deren innere Wandung schon sehr deutliche Muskelfasern gebildet hat, während die äußere noch als einfache Epithelwandung erscheint. Die Chorda ist zwischen den Occipitalsomiten beträchtlich breit — bildet beinah die Hälfte der ganzen Körperbreite, aber nach der Ohrblase zu fängt sie an, sich sehr zu verschmälern; um so breiter aber wird die neben ihr liegende Schicht der Mesenchymzellen, zu deren Zunahme die Auflösung der inneren Lamellen der vorderen Occipitalsomite beiträgt, aus denen keine Muskelfasern mehr gebildet werden, während von den äußeren Lamellen noch deutliche Stücke erhalten bleiben. So findet man die Situation auch vor der Ohrblase, wo ja auch Somite zu Mesenchym sich auflösen, auch an denjenigen Partien der III. Kopfhöhle der Autoren, aus der der hintere Theil des Rectus externus gebildet wird. Da aber diese Somite die Umgestaltung zu einer Blase mitmachen, so sieht man die innere Lamelle weit von der äußeren getrennt; von ihr aus aber geht die Production der Sclerotomzellen über der Wandung der Aorta bis dicht an die Chorda heran und über sie hinaus auf die Seiten des Medullarrohres. Die weiter ventralwärts folgenden Schnitte treffen nun bald den Anfang der Kopfbeuge, und damit erscheint der Kopf nicht mehr horizontal, sondern schräg getroffen. Auch die Chorda erscheint nun als ein Oval; die seitlich liegenden vorderen Theile der III. Kopfhöhle sind etwas nach außen gerichtet, von ihrer inneren Lamelle aber gehen nach wie vor die Sclerotomzellen an die Chorda und weiter dorsal — oder jetzt frontalwärts — um die Seiten des Medullarrohres herum. Je weiter ventralwärts die Schnitte vordringen, um so bestimmter sieht man diese Sclerotomzellen von der inneren Lamelle der III. Kopfhöhle eine Art Brücke zur Chorda bilden, die dicht über dem Querschnitt der beiden Aorten sich findet und manchmal dichter, manchmal lockerer erscheint, bis dicht vor dem Beginn oder schon gleichzeitig mit dem Auftreten der hintersten Partie der Mandibularhöhlen eine noch unaufgelöste Partie der ursprünglichen Somitwandung von der Höhle der III. Kopfhöhle

diese Brücke zur Chorda bildet. Hieraus und durch den Vergleich mit jüngeren Stadien, ergiebt sich, dass diese Sclerotommassen aus der Auflösung der vorspringenden inneren Partien der Somite hervorgehen, wie denn auch diese celluläre Brücke von der Spitze der III. Kopfhöhle mit einer ganz gleich gebildeten vom hinteren Theile der Mandibularhöhlenwandung sich verbindet und als ein Zellenstrang zur Chorda sich spannt. Die Schnitte fallen jetzt für den Vorderkopf fast ganz transversal aus: die Chorda liegt als runde Scheibe, die nun schon sehr viel schmaler — kaum halb so breit, als zwischen den Occipitalsomiten — ist, über den beiden Aorten, die mit ihren inneren Wandungen sich berühren, um demnächst zum Sinus cephalicus zu verschmelzen; und die beiden Mandibularhöhlen liegen, gleichfalls quer getroffen, auf beiden Seiten; ihre inneren Wandungen sind beträchtlich dicker als die äußeren, und von ihrer Mitte gehen die Brücken zur Chorda. Wir wissen aus früheren Darstellungen, dass aus diesen mittleren Partien der inneren Lamellen der Mandibularhöhlen die Muskelfasern hervorgehen, welche den vorderen Theil des Rectus externus hergeben: wir haben also auch dadurch den Beweis, dass diese Brücken der inneren Partie denjenigen Somiten entsprechen, welche zur Bildung der Mandibularhöhlen sich verbunden haben. Verfolgen wir nun die Schnitte noch weiter ventralwärts (Taf. 10 Fig. 10—22), so werden diese Brücken immer deutlicher und voller, zeigen aber zugleich mehrfach den Charakter der Auflösung, so dass man annehmen möchte, sie seien nicht an allen Stellen gleich stark angelegt worden — was sich ja auch schon an den jüngsten Stadien auf Querschnitten bemerken ließ. Allmählich erlangt auch die Chorda wieder einen größeren Durchmesser, zugleich aber lassen ihre Zellen einen weniger specifisch differenzirten Charakter erkennen, mehrere von ihnen zeigen sogar einen deutlichen Zerfall an; schließlich tritt dicht neben der Chorda die compacte Zellmasse der Prämandibularmasse auf, innerhalb deren hinterer Wandung die Chorda als distincte Bildung nicht mehr zu unterscheiden ist. Die Mandibularhöhlen aber nehmen ihren Fortgang, indess erscheint die innere Lamelle nicht mehr durch eine Brückenbildung mit der Prämandibularzellmasse in Beziehung, nur an der oberen inneren Rundung erkennt man noch einige mehr cylindrische Wandungszellen, welche wohl ihre Umwandlung zu Muskelfasern vorbereiten. Die Zellbrücke hingegen, welche sich zwischen Chorda und vorderen Theilen der Mandibularhöhlen vorfinden sollte, müssen wir nun in der bald eine sehr große Breite

erreichenden Prämandibularzellmasse suchen, welche nach wenigen Schnitten erst ein mittleres, von epithelartig aufgebauten Wandungen umgebenes Lumen aufweist, danach aber zwei seitliche, ähnlich umwandete Blasen producirt, welche unterhalb der letzten Ausläufer der Mandibularhöhlen sich an die mittlere Partie anschließen. Diese seitlichen Blasen bilden den Anfang der eigentlichen, Prämandibularhöhlen genannten Bildungen: sie entstehen durch die Umwandlung der äußeren Partien der breiten Prämandibularzellmasse, die wir bei Embryonen von 2 mm Länge kennen lernten, und liegen da vor den Abschnitten der letzteren, aus denen die vordersten Partien der Mandibularhöhlen hervorgehen; durch Abspaltung von ihnen und der vor ihnen liegenden Theile der Prämandibularzellmasse entstehen dann die Elemente der vordersten Kopfhöhlen, d. h. der Anterior head cavities der Miss PLATT, welche bei dem vorliegenden Embryo erst auf Schnitten in die Erscheinung treten, auf denen die vordersten Theile der Mandibularhöhlen schon verschwunden sind. Sie reichen dann freilich auch viel weiter nach vorn als die eigentlichen Prämandibularhöhlen: ihr Ende kann dicht vor dem Beginn der primären Augenblasen noch wahrgenommen werden, wo sie von oben, außen und unten von Mesectodermzellen umgeben werden. Die eigentliche Prämandibularplatte lässt sich aber bei diesem Embryo nicht weiter wahrnehmen, als bis unter die Infundibulargegend; ein mittlerer Entodermfortsatz, wie er bei dem Embryo XXVI 328 noch zu erkennen war, existirt hier nicht mehr: die entsprechenden von Anfang an bis an den Neuroporus reichenden Zellen sind zu Grunde gegangen, nachdem sie ihr Zellmaterial zur Bildung der vordersten Kopfhöhlen abgegeben hatten. Ebenso wenig sieht man noch eine Spur der anfänglich gleichfalls bis an den Neuroporus reichenden Chorda bildenden Zellen: sie sowohl wie das eigentliche Entoderm gehen zu Grunde; erst viel später — wie wir nachher sehen werden — gehen die vordersten Kopfhöhlen zu Grunde, und noch später geht das mittlere, die Prämandibularhöhlen beider Seiten verbindende Mittelstück, die Zwischenplatte, zu Grunde. Diese Entwicklung aber verfolgt sich am besten wiederum auf Sagittalschnitten, welche ich nun weiter verfolgen will.

Zunächst schließe ich den Embryo XXVI 249 von 6,3 mm Länge hier an, bei welchem die Kopfbeuge bis zur Herstellung einer spitzwinkligen »Mundbucht« gediehen ist, die indess, wie bereits bemerkt, keine Mundbucht im wahren Sinne ist: der Durchbruch der eigentlichen Mundöffnung ist eben erst in Vorbereitung. Die Kopfhöhlen

zeigen sich bei diesem Embryo als große, ballonartige Blasen; an dieser Blasenbildung betheiligen sich auch beide Prämandibularhöhlen und die noch über und vor ihnen liegende lange PLATT'sche Kopfhöhle, deren Wandungen sich zu einer beträchtlichen Dicke herausgebildet haben und stärker erscheinen, als diejenigen der eigentlichen Prämandibularhöhlen. Man sieht sehr deutlich, wie die vorderen Hälften derselben sich gegen die Mittelebene des Kopfes convergirend verhalten, aber natürlich nicht zusammentreffen, da sie durch die Vorderwand der Infundibulargegend getrennt bleiben; sie enden vor der Augenblase, umgeben von Mesectoderm. Wichtig ist, an diesem Embryo die mediane Verbindung der Prämandibularhöhlen zu studieren: sie enthält mehrfache, unregelmäßige Hohlräume, welche durch gleichfalls unregelmäßige Querwände hergestellt werden — von ihnen geht ein Fortsatz gegen den Mandibularschlauch aus, der aber nicht mit demselben direct verschmilzt. Wo die Chorda mit dieser mittleren Partie in Berührung steht, ist der Hohlraum sehr verringert, Vorder- und Hinterwand berühren sich fast und ventral steht ihre Wandung sowohl mit dem obersten Winkel des Mundentoderms in Zusammenhang, wie sie auch das Ectoderm berührt, das hier den tiefsten Bogen der Kopfbeuge bildet, aber noch nicht zu einer specifischen Hypophysenbildung gelangt ist. Dass diese Berührung keine zufällige ist, wissen wir aus der vorhergegangenen Entwicklung: ging doch das eigentliche Entoderm, aus dessen dorsalen Theilen die Prämandibularmasse hervorging, mit seiner ventralen Wandung am Ectoderm entlang bis zum Neuroporus; die Berührung an dieser Stelle der eingebogenen Kopfbeuge ist davon die letzte Spur!

Auf den folgenden Stadien, deren ich freilich nur bis zur Größe von 14 mm besitze, lässt sich verfolgen, dass alle Kopfhöhlen an Umfang noch zunehmen, so auch die Prämandibularhöhlen und die PLATT'sche Kopfhöhle. Freilich hat man Gelegenheit, jetzt zu beobachten, dass diese »vorderste« Kopfhöhle nicht mehr die vorderste bleibt, sondern von Theilen der eigentlichen Prämandibularhöhlen nach vorn überragt wird. Von Hause aus lag sie ja parallel der Körperachse neben dem vordersten Theil des Entoderms, das bis zum Neuroporus sich ausdehnte; dann trat Hirn- und Kopfbeuge ein, und damit ward aus ihrer anfänglich horizontalen Lage eine schräge. Immerhin blieb sie noch die »vorderste« Kopfhöhle, denn die mittleren Theile der Prämandibularmasse lagen hinter der Infundibulargegend, die vorderste Kopfhöhle daneben und davor. Dann ging das

vorderste Stück des eigentlichen Entoderms zu Grunde, die von ihm ausgegangenen Mesodermtheile, eben die PLATT'schen Kopfhöhlen, blieben hinter den primären Augenblasen liegen, aber vor den äußersten, jetzt als Blase sich bildenden Theilen der Prämandibularhöhlen. Je größer aber nun bei zunehmender Kopfbeuge die letzteren wurden, um so mehr drängten sie die immer senkrechter sich stellenden PLATT'schen Kopfhöhlen auf ihre Außenseite; letztere erlangten aber gleichfalls die Blasengestalt, wodurch bewirkt ward, daß die äußere Wandung der Prämandibularhöhlen sich vorn und hinten um sie herumlegte, so dass auf gewissen Schnitten drei Hohlräume neben oder vor einander sich einstellten, deren mittlerer zur PLATT'schen Kopfhöhle, der vordere und hintere aber zur Prämandibularhöhle gehörten (Taf. 13 Fig. 5 u. 6). Da aber die Prämandibularhöhlen als Blasen ballonförmig erscheinen, so legten die PLATT'schen Kopfhöhlen sich um die runde äußere Wandung derselben in gleichfalls gekrümmter Gestalt herum, und so findet man die dorsale und die ventrale Partie derselben näher der sagittalen Mittelebene als die mittleren. Wie schon gesagt, besitze ich keine *Acanthias*-Embryonen zwischen 11 und 23 mm Länge, kann also an ihnen nicht constatiren, welche Umwandlungen die PLATT'schen Kopfhöhlen durchmachen, ehe sie sich gänzlich rückbilden, was nach dem einstimmigen Zeugnis früherer Autoren — HOFFMANN, Miss PLATT und NEAL — der Fall sein soll. Ich kann nur darauf verweisen, dass bei *Galeus canis* gleichfalls ein Zugrundegehen der PLATT'schen Kopfhöhlen Platz greift, und aus den Darstellungen der Entwicklung der Prämandibularmassen der übrigen Selachier lässt sich erschließen, dass nirgends dauernde Bildungen aus den PLATT'schen Kopfhöhlen und ihren Homologis hervorgehen. Was sie aber bei den Vorfahren der Selachier bedeutet haben mögen, darüber gedenke ich weiter unten und in den später zu publicirenden Studien mich auszusprechen.

Die mittlere Partie der Prämandibularmasse zeigt sich bei *Acanthias*-Embryonen von 11 mm in den Process der Blasenbildung hineingezogen, so dass sie gleichfalls ihren Umfang vergrößert hat. Die früher beschriebenen Querwände, durch welche das Lumen gegliedert erschien, sind noch vorhanden, aber offenbar in Rückbildung begriffen: dicht neben der Stelle, an welcher die gleichfalls stark in Rückbildung begriffene Chorda sich ansetzt, erkennt man ihre letzten Spuren.

Ich könnte nun hiermit meine Darstellung dieser Bildungen bei *Acanthias* schließen, hätte ich nicht noch einige Angaben HOFFMANN's

zu besprechen, welche zu Missverständnissen Anlass geben könnten, zumal da HOFFMANN den Verhältnissen der Prämandibularhöhlen die eingehendste Darstellung zu Theil werden lässt. HOFFMANN beschreibt auf pag. 253 seiner Arbeit die vordere Partie der Prämandibularzellmasse, welche durch die Einsenkung des Infundibulum von der hinteren, den eigentlichen Prämandibularhöhlen mit der Zwischenplatte, abgedrängt und abgetrennt wird und nur in ihren seitlichen Theilen, den eigentlichen PLATT'schen Kopfhöhlen, mit dieser hinteren Partie in Zusammenhang bleibt. Die axiale, mittlere Partie dieses vorderen Stückes des »Urdarmes« lässt HOFFMANN eine ähnliche Rolle spielen, wie es die Zwischenplatte für die eigentlichen Prämandibularhöhlen spielt, indem er sagt: »es bilde die Brücke, durch welche das in Rede stehende Ursegment« (d. h. die PLATT'sche Höhle) »der einen Seite vor dem Gehirn mit dem der anderen Seite zusammenhängt, ähnlich wie der erste palingenetische oder präorale Somit der einen Seite vor der Darmhöhle mit dem der anderen in Verbindung steht, nur mit dem Unterschiede, dass wir es hier mit einem Canal und dort mit einem lockeren Zellstrang ohne Lumen zu thun haben«. Nach den Betrachtungen, die weiter oben über die morphologische Bedeutung der Zwischenplatte angestellt wurden, scheint es kaum zulässig, eine solche Parallelstellung mit den mittleren resp. axialen Zellresten der vorderen Partie der Prämandibularmasse anzunehmen; dagegen möchte ich auf die Darstellung der Verhältnisse bei *Torpedo ocellata* und derjenigen Bildung verweisen, die ich dort als CHIARUGI-sche Blase behandle, mit welcher eher eine Berührung stattfinden dürfte.

Zugleich aber möchte ich einen anderen Punkt hervorheben, der HOFFMANN zur Zeit, als er seine Arbeit schrieb, noch nicht geläufig sein konnte: die Betheiligung des Mesectoderms an der zelligen Umgebung der PLATT'schen Kopfhöhlen. Und dieser Hinweis ist um so wichtiger, als, wie schon NEAL betont hat, HOFFMANN auch von einer Fortsetzung der Prämandibularhöhlen in den Kieferbogen spricht (l. c. pag. 261), dieselbe sogar abbildet. NEAL hebt mit Recht hervor, dass HOFFMANN die Mesectodermpartie des Kieferbogens für eine Verlängerung der Prämandibularhöhle angesehen habe, wie ganz klar aus den Unterschieden hervorgehe, welche HOFFMANN zwischen diesem Zellstrange und den eigentlichen Seitenplattenbildungen anerkennt. Diese Mesectodermmassen finden sich aber, wie wir in der 22. Studie sahen, in allen Visceralbögen in ihrer ganzen Ausdehnung und kommen auch längs der PLATT'schen Kopfhöhle vor, wo sie

unter Anderem auch für eine mediane Verbindungsbrücke gehalten werden könnten.

b. *Scyllium canicula.*

Die bei *Acanthias* in fast lückenlosem Zusammenhange beobachteten Verhältnisse, durch welche uns Analogie und Zusammenhang der Gliederung des Mesoderms im Vorderkopf mit den Zuständen des Mesoderms im Hinterkopf und Rumpf deutlich wird, finden wir in ähnlicher Art wieder bei beiden Species der Gattung *Scyllium.* Da ich aber nicht ebenso zahlreiche 1—2 mm messende Embryonen beider, in Querschnittserien zerlegt, zu meiner Verfügung habe, so beschränke ich mich auf die nachfolgenden Angaben zunächst von *Scyllium canicula.*

Bei einem in Qerschnitte zerlegten Embryo von 1,7 mm Länge (XVI 812) sehen wir die Medullarwülste zwar schon aufgerichtet, aber doch noch nirgends geschlossen, am Kopf sogar erst in einer eben beginnenden Aufrichtung. Auf dem 16. Schnitt nach dem Beginn der Entodermkuppe tritt das Darmlumen auf; vorher aber erkennt man schon auf allen Schnitten mehr oder weniger deutlich die obere Mesodermschicht als in etwas von den darunter liegenden eigentlichen Darmzellen verschieden. Nach weiteren 5 Schnitten beginnt die erste seitliche Flügelbildung der Mandibularhöhle, welche, zunächst ohne Lumen in diesen seitlichen Ausbreitungen, doch auf das deutlichste ihren Zusammenhang mit der oberen Schicht des Entodermrohres erkennen lässt. Die Anlage des mittleren Chordaabschnittes ist auf einigen Schnitten bestimmter, als auf anderen; eine deutliche Differenzirung des mittleren und der beiden seitlichen Abschnitte erkennt man erst auf dem 30. Schnitt vom Beginn der Entodermkuppe gerechnet. Gleichzeitig sieht man auf diesem Schnitte den Beginn des Spaltes resp. Hohlraumes in den seitlichen Flügeln der Mandibularhöhle. Nach wenigen Schnitten (9 oder 10) fängt schon die Lostrennung der Flügel von dem Chordaabschnitte an, und nur auf diesen wenigen Schnitten kann man auch hier beobachten, dass einige der Zellen, welche auf den vorderen Schnitten inniger mit der Chordaabtheilung verbunden erscheinen, auf den hinteren Schnitten von der Chordazellmasse sich ablösen und in den Verband der sich loslösenden Mandibularzellmasse übergehen, deren innerer Winkel sich dadurch verlängert und in den weiter caudalwärts liegenden Regionen als eigentlicher Urwirbelabschnitt erscheint.

Embryo XXXVII 574 misst 2,2 mm und ist in Horizontalschnitte zerlegt. Da er schon eine sehr deutliche Hirnbeuge erkennen lässt, so sind die durch den Vorderkopf gehenden Schnitte so schräg, dass man sie fast als Querschnitte ansehen kann. An diesen Schnitten kann man wiederum verfolgen, wie die vorderen Abschnitte der Mandibularhöhle sich von den mit der Chordaanlage verschmolzenen Elementen des Mesoderms ablösen. Caudalwärts davon gewinnt die Mandibularhöhle auf ihrer proximalen Seite einen immer spitzer vorspringenden Zipfel, der neben der Chorda liegt und offenbar aus eben den Zellen gebildet wird, die frontalwärts mit der Chorda und nicht mit der Mandibularhöhle in Zusammenhang bleiben, und aus denen später, beim Eintritt der Kopfbeuge und nach der Knickung des vorderen Chordaendes, die basalen Theile der Prämandibularzellmasse hervorgehen und die sog. Zwischenplatte bilden, welche durch ein gemeinsames Lumen die Prämandibularhöhlen beider Seiten eine Zeit lang verbindet. Bei dem vorliegenden Embryo erweitert sich dann die Prämandibularzellmasse nach beiden Seiten zwischen dem Boden des Vorderhirns und dem Ectoderm zu den Flügeln genau in derselben Weise, wie bei *Acanthias*, und bildet die PLATT'sche vorderste Kopfhöhle, welche aber bei *Scyllium* viel weniger ausgeprägt erscheint, als bei *Acanthias*. So findet man bei einem Embryo von 3.5 mm Länge (XXXVII 565), der in Sagittalschnitte zerlegt ist, eine vorderste Kopfhöhlenzellmasse, welche in gerader Linie die Fortsetzung der Mandibularhöhle und der III. Kopfhöhle der Autoren darstellt, weil die Kopfbeuge noch nicht so weit vorgeschritten ist, dass die Prämandibularhöhle in eine schräge, wenn nicht senkrechte Lage zur Längsachse des Körpers geräth. Nähme die Kopfbeuge in späteren Entwicklungsstadien nicht zu, und ginge die Zellmasse der vordersten Kopfhöhle nicht zu Grunde, so würde letztere, zu Muskelfasern umgebildet, vielleicht den vordersten Abschnitt des M. rectus externus oder eine Verlängerung des Obliquus superior bilden, vorausgesetzt, dass dessen spätere Wanderung unterbliebe. Jedenfalls beweist uns aber diese ursprüngliche Lagerung der vordersten Kopfhöhle, dass einstmals wesentlich von den jetzigen abweichende Verhältnisse am Vorderkopf bestanden haben müssen, die wir zu erschließen haben.

Dass auch bei *Scyllium canicula* eine Mesectodermmasse die vorderste Kopfhöhle umgiebt, will ich nur kurz erwähnen; von ihrer morphologischen Bedeutung wird später gehandelt werden.

Bei Embryonen von 5 mm Länge, wie XXXVII 480, bemerkt

man folgende Gestaltung der Prämandibularhöhle. Der Embryo ist sagittal geschnitten, die Kopfbeuge so weit gediehen, dass die spätere Hypophysisgegend als abgerundete Einbuchtung erscheint, die etwas tiefer als breit ist. Die Mandibularhöhle ist ein großer Ballon; zwischen ihr und dem Augenstiel trifft der Schnitt die ersten Spuren der Prämandibularhöhle; dieselbe stellt sich als zackige unregelmäßige Wandung der vorderen, oberen Blase, d. h. also der »anterior head cavity« dar, an der auf diesem Schnitt freilich noch kein Lumen zu erkennen ist, das aber sofort auf dem nächsten Schnitt erscheint. Zugleich erscheint aber auch die äußere Wandung der unteren, eigentlichen Prämandibularhöhle, beide aber von einander getrennt. Diese Trennung besteht auch noch auf dem nächsten Schnitt: die obere Blase ist schärfer conturirt, die untere zeigt noch nicht das Lumen, welches erst auf dem folgenden Schnitt zum Vorschein kommt und nicht einfach rund, sondern herzförmig ist, mit Einstülpung der hinteren Wandung. Das Lumen der oberen Blase ist auf diesem Schnitt bereits verschwunden, ihre hintere Wandung aber ist unregelmäßiger Weise mit der Wandung der unteren Blase verbunden und setzt sich als unregelmäßige lockere Zellmasse bis unter die Augenblase fort — offenbar also eine abgeblasste Recapitulation der anterior head cavity, an der nur noch das dorsalere Stück einen wirklichen Hohlraum bildet. Aber schon der nächste Schnitt zeigt als eine weitere Differenzirung eine kleine runde Blase über der unteren Blase und mit ihr in Wandungszusammenhang — diese kleine Blase erscheint also als ein beiden größeren Blasen gleichmäßig zugehöriges Stück und erinnert durchaus an die kleine Blase, welche weiter unten von *Scymnus* beschrieben werden wird. Die eigentliche Prämandibularhöhle, also die untere Blase, setzt sich nun auf den weiteren medianwärts fallenden Schnitten caudalwärts in eine niedrige, aber bis in den Mandibularbogen sich erstreckende Höhle weiter fort und erweckt durchaus den Eindruck, als ginge sie mit ihren Wandungen in dem Mandibularschlauch auf. Doch ist das nicht der Fall, vielmehr scheint nur ein Contact der Wandungszellen zwischen Mandibular- und Prämandibularzellen hier stattzufinden; im Übrigen sind es lose Mesectodermzellen, welche einen solchen Zusammenhang vortäuschen. Das Lumen dieser niedrigen Fortsetzung der Prämandibularhöhle nimmt aber auch bald ein Ende, ihre Wandung setzt sich lumenlos bis an die Zwischenplatte fort, die nun aber wieder ein kleines Lumen aufweist, dessen Wandung ringförmig auf mehreren Schnitten sich bis zur Medianebene

verfolgen lässt, wo die Chorda von hinten und oben her in dieselbe einmündet. Durchaus ähnlich ist die Prämandibularhöhle in dem anderen Antimer gestaltet.

Etwas abweichend erscheint Embryo XXXVII 483, von 5,5 mm Länge, sagittal geschnitten. Zwar finden sich gleichfalls zwei obere Blasen, die ich als Divertikel der größeren unteren bezeichnen möchte, da sie durch ihre Wandungen in Zusammenhang mit ihr stehen; auch geht eine unregelmäßig gestaltete lockere Zellmasse von ihnen nach vorn bis unter den Augenstiel, aber die untere Blase, die eigentliche Prämandibularhöhle, ist größer und zeigt keine weitere Gliederung, geht vielmehr mit ihrem Lumen direct in das der Zwischenplatte über, welche wiederum durch ihre Wandungen mit dem Schlauch der Mandibularhöhle zusammenzuhängen scheint. Nach der Mittellinie zu verstreicht das Lumen der Zwischenplatte, öffnet sich aber wieder gerade in der Mittellinie, wird durch eine Querwand getheilt, so dass ein vorderer und ein hinterer Theil entsteht, mit welch letzterem die Chorda in Verbindung steht. Die Kopfbeuge ist schon ziemlich spitzwinklig geworden, und der Hypophysisgegend sitzt die Zwischenplatte eng verbunden auf. Auf der anderen Seite ist auch bei diesem Embryo eine fast gleiche Anordnung der Prämandibularhöhle zu finden.

Keine wesentlichen Verschiedenheiten weist der 5,5 mm lange, sagittal geschnittene Embyro XXXVII 477 auf. Eine größere untere Blase mit zwei darüber gelegenen kleineren, die aber schärfer begrenzt sind, als bei dem vorigen Embryo, während die nach vorn bis unter den Augenstiel reichende Zellmasse sich nicht mit irgendwelcher Bestimmtheit aus dem Gewirr von Mesenchymzellen aller Art, das sich dort findet, unterscheiden lässt. Die Zwischenplatte geht wiederum als niedriger, ziemlich breiter Schlauch von der Prämandibularhöhle zur Medianebene hin, wo sie als ovale Blase zu sehen ist, welche mit der Chorda an ihrer hintersten Peripherie zusammentritt, im Übrigen aber mit der ectodermalen Kopfbeuge in die übliche Anlagerung tritt. In dem anderen Antimer ist als Abweichung zu erwähnen die Verschmelzung der oberen beiden kleineren Blasen zu einer gemeinsamen Höhlung, die aber noch eine halbe Quertheilung auf der inneren Seite bewahrt.

Auf Horizontalschnitten des 6 mm langen Embryos XXXVII 612 erweist sich, dass die oberen kleinen Blasen sich frühzeitig auflösen: man sieht sie noch, erkennt auch, dass ihre Wandungen mit der Haupthöhle in zelligem Zusammenhange standen, aber beides,

Wandungen und zelliger Zusammenhang, ist in Auflösung begriffen. Von einer vorderen Verbindung der beiden unter den Augenstielen endigenden Fortsätze der Mesodermplatten ist aber auch hier keine Spur — nur lose Mesectodermzellen finden sich unter dem Vorderhirn.

Auch bei dem Embryo XXXVII 482 von 6 mm Länge, sagittal geschnitten, sieht man nur noch die Reste einer oberen Blase, die zweite scheint schon völlig aufgelöst zu sein. Die Zwischenplatte weist ihren deutlichen Zusammenhang mit dem vorderen Ende des Entoderms nach und zeigt das vorderste, fast rechtwinklig umgebogene Ende der Chorda mit der hinteren Wandung in Contact. Das Lumen der Zwischenplatte ist in der Mitte am klarsten.

Embryo XXXVII 465, auch von 6 mm Länge, lässt auf beiden Seiten nur je eine obere kleine Blase erkennen, und diese Blasen sind sichtlich in Rückbildung begriffen. Dafür aber ist die Haupthöhle beträchtlich im Umfange angewachsen. Die Zwischenplatte ist einfach oval, ohne Zwischenwände, die Chordaspitze verbindet sich mit ihrem unteren Rande.

Embryo XXXV 1 von 6 mm Länge zeigt auf der einen Seite eine kleine obere Blase in Lumenzusammenhang mit der Hauptblase, auf der anderen scheint die kleinere Blase völlig in der größeren aufgegangen zu sein, letztere ist entsprechend höher in ihrem Durchmesser.

In dieser Weise variirt das Auftreten der vordersten Kopfhöhle (anterior head cavity). Bei älteren Stadien sind die Spuren derselben fast immer völlig verschwunden oder nur in Mesenchymzellen zu finden, die sich nicht mehr als eigne Formation kennzeichnen. Entsprechend größer sind dann aber die Haupthöhlen, deren Höhendurchmesser, so lange wie die kleineren oberen Blasen existiren, wesentlich geringer ist, und deren obere Wandung meist nur auf der Höhe der Mitte der Mandibularhöhle gefunden wird, während in späteren Stadien die beiden Höhlen, die Mandibular- und die Prämandibularhöhle, gleich hoch erscheinen.

Ähnliche Varianten zeigt nun auch die weitere Entwicklung der Zwischenplatte. Bei Embryo XXXV 8 von 10 mm Länge ist dieselbe so klein, dass sie fast nur als ein kleiner Knopf an der Spitze des in Auflösung begriffenen Vorderendes der Chorda erscheint, während Embryo XXXV 7, gleichfalls von 10 mm Länge, sie auf dem Sagittalschnitt der Mittelebene als eine beträchtliche ovale Blase zeigt, an deren hintere, weder obere noch untere, Wandung die

Chorda sich inserirt, während die Hypophysiseinstülpung und die Infundibulumausstülpung ihrer vorderen Wandung dicht anliegen.

Bei dem Embryo XXXVII 760, von 13,5 mm Länge, ist die Zwischenplatte in der Mittelebene bereits so reducirt, dass sie unter der vorderen Abtheilung der Infundibularausstülpung als ganz schmaler, zugespitzt-ovaler Hohlraum zu erkennen ist, welcher nur noch eine Wandung, die hintere, besitzt, während die vordere, gegen das Infundibulum gerichtete bereits aufgelöst und verschwunden ist. Die Chordaspitze ist im spitzen Winkel geknickt und liegt dem Infundibulum dicht an; diese Partie ist aber in völliger Histolyse; man sieht aber noch ihren Zusammenhang mit dem oberen spitzen Winkel der Zwischenplattenwandung, welche demnach eine Umlagerung gefunden hat, die ihren hinteren Winkel zum oberen gemacht hat — worauf auch die starke Knickung der Chorda deutet; diese topographischen Veränderungen sind eine Folge der noch immer fortgehenden Hirnbeuge, welche schließlich ja beinahe einen Winkel von 180° erreicht. Als Variante will ich noch erwähnen, dass Embryo XXXVII 765, von 9 mm Länge, keine Verbindung der Chorda mit der Zwischenplatte aufweist: die Chordaspitze hört vorher mit einer Anzahl histolytischer Elemente auf, die Zwischenplatte liegt frei vor der Hypophysiseinklemmung unter dem Infundibulum.

Als weitere Variante möge noch von Embryo XXXVII 773, der 8 mm lang und in Querschnitte zerlegt ist, mitgetheilt werden, dass auf der rechten Seite zuerst eine kleine Blase getroffen wird, die sich mit ihrer unteren Wandung der Wandung der Haupthöhle anschmiegt. Auf der linken Seite ist diese kleine Blase nicht vorhanden, aber die große Blase ist bedeutend höher, als die der anderen Seite, so dass man wohl glauben darf, die kleinen Blasen seien in dieselbe aufgegangen. Denn während die Haupthöhle der rechten Seite auf einem Schnitte beginnt, der auch die Linsenmitte trifft, wird die Haupthöhle der linken Seite schon angeschnitten, wo die Linse der gleichen Körperhälfte noch gar nicht in die Schnittebene fällt. Auch auf den weiteren Schnitten ist die rechte Haupthöhle breiter als die linke, welche auch an ihrer unteren Wandung eine Divergenz von der der anderen Seite zeigt, in so fern der untere Winkel in zwei Abtheilungen getheilt erscheint, deren vordere mehrere Schnitte tiefer als die hintere reicht.

Die Prämandibularhöhle als solche, also die seitlichen Theile, fangen bei Embryonen von 9—10 mm Länge an, sich ähnlich aus-

zugestalten, wie ich es von *Torpedo*-Embryonen beschrieben habe: die einzelnen Partien der Wandungen verlängern sich, und aus ihnen gehen dann die verschiedenen Ausstülpungen hervor, die sich zu Muskelbäuchen entwickeln.

Die Einzelheiten dieser Umgestaltungen werden aber erst dargestellt werden, wenn zugleich die Verhältnisse der Nerven resp. des vordersten Theils der embryonalen Ganglienleiste mit den Mesectodermbildungen erörtert werden.

c. *Scyllium catulus.*

Von *Scyllium catulus* besitze ich keine in Qerschnitte zerlegte Embryonen solcher Entwicklungsstadien, die über die ursprünglichen Beziehungen von Prämandibularmasse und Mandibularhöhle zu einander Aufschluss geben könnten; alle Embryonen von 1—2 mm Länge wurden in Sagittal- und Horizontalschnitte zerlegt, um Anhaltspunkte für die ursprüngliche Gliederung der Occipitalsomite zu gewähren.

Unter diesen finden sich indess auch Stücke, die für die hier behandelten Fragen von Interesse sind. So zeigt z. B. ein Embryo von 2 mm Länge (XXXVI 157), der sagittal geschnitten ist, eine Ausdehnung des Entoderms nach vorn bis dicht an den Neuroporus; daselbst zeigt sich aber kein Lumen; entweder ist es schon rückentwickelt oder überhaupt nicht angelegt. Das Lumen zeigt sich erst unter der Stelle des eben geschlossenen Medullarrohres, die der späteren Infundibulumvertiefung entspricht. Über dieser Partie liegt die mesodermale Verdickung der Entodermwandung, aus welcher später die Prämandibularhöhlen hervorgehen, und welche caudalwärts in die Chorda übergeht. Auch an diesem Embryo kann man wiederum feststellen, dass die vordersten Partien der Mandibularhöhlen auf derselben Querebene liegen, wie die hintere Partie der Prämandibularzellmasse; sie scheinen eben erst von derselben losgelöst zu sein; nur ein Schnitt ist da, welcher keine die beiden Theile verbindende Zellen, sondern nur einige Plasmastückchen zeigt, die jedenfalls den letzten Rest des ursprünglichen Zusammenhanges bilden. Auch die spätere III. Kopfhöhle ist bereits von der deutlich differenzirten Chorda auf 1—2 Schnittbreiten abgerückt und stellt sich als eine aus 2 Zellschichten formirte schmale Platte dar, die nach vorn in Zusammenhang mit den Wandungen der schon ein beträchtliches Lumen besitzenden Mandibularhöhle steht, nach hinten aber

in die sehr deutlichen Urwirbel der Occipitalregion übergeht, deren Gliederung zwar unbestimmt, aber sicherlich nicht die der großen Occipitalsomite von *Pristiurus* oder *Galeus* ist.

Aus diesem Embryo lässt sich also wiederum deduciren, dass die Prämandibularzellmasse und die Mandibularhöhlen nicht einfach hinter einander folgen, sondern sich in einander einzuschieben scheinen. Dass dieses Einschieben aber factisch nur ein Schein ist, der darauf beruht, dass Seitentheile und mediane Abschnitte derselben Mesodermpartien sich von einander lösen, erstere sich mit den auf sie caudalwärts folgenden, letztere mit den ihnen frontalwärts vorausliegenden Theilen zu formalen Einheiten verbinden, lehrte uns die genaue Untersuchung der Querschnitte von *Acanthias*.

Zwei Embryonen von 3—4 mm Länge zeigen Verhältnisse, die sich durchaus an *Acanthias* anschließen. Der erstere (XXXVI 71) lässt erkennen, dass auch bei ihm die Ausdehnung der Prämandibularmasse bis an den Neuroporus reicht; das Lumen des Darmes hat sich aber bereits beträchtlich hinter die Infundibulargegend zurückgezogen, woraus zu schließen ist, dass die vordere Partie der Prämandibularmasse, wenigstens auf ihrer mittleren Partie, sich rückbildende Entodermzellen enthalten muss, die aber nicht, wie bei *Acanthias*, getrennt von den Elementen der seitlichen vordersten Kopfhöhlen sichtbar werden, sondern mit diesen vereint bleiben. Die vordersten Kopfhöhlen resp. das Material, aus dem sie sich bilden sollen, liegen deutlich vor den am meisten vorgeschobenen Partien der Mandibularhöhlen — also den Theilen, aus welchen der Obliquus superior sich bilden wird — und bilden seine directe Fortsetzung nach vorn, so dass, käme es nicht zur Bildung der Kopfbeuge, sondern bliebe das Vorderhirn und Zwischenhirn in derselben Achse wie die übrigen Theile des Medullarrohres, die vordersten Kopfhöhlen sich genau so verhalten würden, wie die III. und Mandibularhöhle — und dass sie wahrscheinlich das Material zu mehreren Somiten in sich enthalten. Da es aber zur Kopfbeuge kommt, und damit die Verengerung des Raumes zwischen Medullarrohrboden und ventralem Ectoderm immer größer wird, so geht zunächst die mittlere Partie der vorderen Verlängerung der Prämandibularmasse zu Grunde, und die seitlichen Theile nehmen eine andere Lagerung an, ähnlich derjenigen bei *Acanthias*, wie wir gleich bei weiter entwickelten Embryonen erkennen werden.

Auf das deutlichste kann man auch bei diesem Embryo wieder

constatiren, dass die vordersten Seitentheile der Mandibularhöhlen mit den hinteren medianen Abschnitten der Prämandibularmasse, aus denen sich der Zwischenstrang aufbaut, in derselben Querebene liegen, also ursprünglich wahrscheinlich zusammengehören.

Ein sonderbares Factum bleibt noch von diesem Embryo zu notiren. An der Stelle, wo die vorderste Partie der Prämandibularmasse endigt, also unterhalb des Neuroporus, zwischen ihm und dem Infundibulum, zeigt das Ectoderm eine Vorwölbung, welche den Eindruck einer Ausstülpung macht, als ob sie durch die Zellen der Prämandibularmasse bewirkt werde. Ich würde dieselbe als etwas Zufälliges ansehen, fände sich nicht an einem anderen Embryo von 4 mm Länge (XXXVI 34) an derselben Stelle eine ganz ähnliche Bildung, die auch an das von Chiarugi bei Embryonen von *Torpedo ocellata* beschriebene »organo preipofisario« erinnert (Monit. Zool. Ital. Anno 9 1898 pag. 53). Diese auch mir bekannte Bildung der *Torpedo*-Embryonen will ich aber nicht hier erörtern, dazu wird weiter unten die Gelegenheit kommen.

Auf den nun folgenden Entwicklungsstadien von 4 mm Länge an beginnt die Prämandibularzellmasse sich zu Prämandibularhöhlen zu entwickeln. Ich beschreibe zunächst den Embryo XXXVI 78 von 4,2 mm Länge. Bei ihm ist die Kopfbeuge bereits zu einem Winkel von ca. 50° gediehen und die Entwicklung von Mesectoderm sehr beträchtlich. So findet man denn auch, dass die präorale, mittlere Partie der Prämandibularzellmasse bereits im Begriff ist, sich rückzuentwickeln; von beiden Seiten umgeben Mesectodermzellen die vordersten Kopfhöhlenelemente und fassen sie ein wie ein Futteral; wenn man jetzt die Zellmasse zwischen Ectoderm und Vorderhirn prüft, so wird man bemerken, dass zu ihrer Herstellung nur noch wenige entodermale, dagegen zahlreiche mesectodermale Zellen sich zusammengefunden haben. Ich betone das wiederholt, weil von früheren Autoren diese beiden Gewebsingredienzien vermischt wurden, was sehr begreiflich war, so lange die Bedeutung des Mesectoderms nicht hinreichend klar ward. Zu einer deutlich abgetrennten, selbständigen Kopfhöhle, wie bei *Acanthias*, bringt es aber das Zellmaterial der vordersten Kopfhöhle nicht; vielmehr sieht man schon bei diesem Embryo und noch deutlicher bei einigen anderen, dass der hintere, d. h. mehr caudalwärts liegende Theil mit den Wänden, ja sogar mit dem Lumen der eigentlichen späteren Prämandibularhöhle in directem Zusammenhang steht und auch an der Mesenchymwucherung sich betheiligt, welche in gleicher Weise von den dorsalen Wandungen der Mandi-

bularhöhle und besonders von ihren, den Sklerotomen der Rumpf- und Occipitalsomite entsprechenden eigentlichen Urwirbelpartien ausgeht.

Solchergestalt zeigt Embryo XXXVI 82 von 7 mm die Verhältnisse der Prämandibularhöhle und der PLATT'schen oder vordersten Kopfhöhle. Verfolgt man die Schnitte von außen nach der Mitte zu, so sieht man, dass zunächst die eigentliche Prämandibularhöhle niedriger ist, als die hinter ihr folgende Mandibularhöhle; nach einigen Schnitten macht sich aber auf dem vorderen oberen Rande der Prämandibularhöhlenwandung eine Zellwucherung geltend, die sowohl nach vorwärts unter die Augenblase führt, als nach rückwärts zu einer isoliert mitten im Mesenchym liegenden kleinen Blase. Beides gehört zu den Resten der PLATT'schen Kopfhöhlen; auf den nächsten, medianwärts folgenden Schnitten verbindet sich die Wandung und sogar das Lumen der kleinen oberen Blase mit denen der eigentlichen Prämandibularhöhle, und die Zellen, welche nach vorwärts unter die Augenblase vordringen, zeigen sich von Mesectodermzellmassen eingehüllt — genau so wie bei der sich länger und selbständiger erhaltenden vordersten Kopfhöhle bei *Acanthias*; ja, etwas weiter medianwärts bildet sich neben der ersten kleinen Blase noch eine zweite in dem Zellmaterial aus, die gleichfalls durch Wandungen und Lumen mit der Prämandibularhöhle im Zusammenhang erscheint. Es hat also offenbar früher eine ähnliche Bildung, wie sie noch jetzt bei *Acanthias* — und *Scymnus* resp. *Heptanchus* — sich findet, bei beiden Scyllien-Arten bestanden.

Noch ausgeprägter sind diese Reste bei einem anderen Embryo von 7 mm Länge (XXXVI 80), wo drei an einander gereihte kleinere Blasen sich inmitten einer auf der oberen vorderen Wandung der eigentlichen Prämandibularhöhle finden und mit Lumen und Wandungen derselben in unregelmäßigem Zusammenhange stehen, während sie sich nach vorn in einer bereits lockeren Zellmasse bis unter die Augenblase fortsetzen und gleicher Weise von Mesectodermelementen umgeben werden. Bei diesen beiden Embryonen ist aber keine Spur einer mittleren Abtheilung der präoralen Entodermmasse mehr zu erkennen: sie hat sich bis hinter die spätere Hypophysisanlage völlig zurückgebildet.

Die letzten Spuren der PLATT'schen Kopfhöhle bei *Scyllium catulus* habe ich bei dem 12 mm langen Embryo XXXVI 31 wahrgenommen, bei dem auf der dorsalen Wandung der eigentlichen Prämandibularhöhle noch eine kleine Blase mit deutlichem Lumen, und von cylin-

drischen Zellen gebildeten Wandungen angetroffen wird, die einen undeutlichen Zusammenhang mit den Wandungen der Prämandibularhöhle zeigt; von dieser ziemlich flachen und niedrigen Blase erstreckt sich eine kaum wahrnehmbare und im Verschwinden begriffene Zellmasse nach innen und unten gegen den Augenstiel, als letzter Rest der ursprünglich bis an den Neuroporus sich ausdehnenden Bildung.

Was nun die eigentlichen Prämandibularhöhlen und die sie verbindende Zwischenplatte bei *Scyllium catulus* angeht, so bieten sie keine besonders bemerkenswerthe Beziehungen dar. Immerhin ist es der Mühe werth zu betonen, dass ein Lumen in der Hauptmasse der Prämandibularzellen erst auftritt bei Embryonen von 4 mm Länge, dass dies Lumen indess nur in den seitlich gelegenen Theilen besteht, deren Wandungen auch anfangen, ihre Zellen epithelartig anzuordnen, wie z. B. bei XXXVI 78. Nach der Mitte zu verstreicht das Lumen, die Zellmasse behält daselbst ihren embryonalen Charakter noch bei, bleibt in engem Contact mit dem Ectoderm der Kopfbeuge und in der Mittelebene selbst auch mit dem Entoderm, so dass zwischen beiden kaum eine Trennungslinie zu erkennen ist. Die Chorda, welche sich noch nicht weit von der dorsalen Entodermwandung abgehoben hat und an vielen Stellen noch durch mehr oder weniger ausgedehnte Entodermzellbrücken sogar in directem Zusammenhange mit derselben geblieben ist, läuft direct in die Prämandibularzellmasse ein und zeigt in ihrer ganzen vorderen Partie noch Zusammensetzung aus Embryonalzellen, die noch keine Differenzirung empfangen haben, so dass man auch nicht sagen kann, ob innerhalb der Prämandibularzellmasse sich noch eine Differenzirung eines Chorda-Abschnittes nachweisen lasse.

Letzteres ließe sich vielleicht von dem gleichfalls 4 mm Länge messenden Embryo XXXVI 34 schon eher behaupten, wo die vorderste Partie der Chorda schon specifischere Zellstructur zeigt und so direct in die dorsale Lage der Zellen der Prämandibularmasse übergeht.

Bei dem Embryo XXXVI 80 von 7 mm Länge ist die Prämandibularhöhle als solche bereits sehr deutlich: ihre Wandungen bestehen aus einzelligem Epithel, gerade so wie die der Mandibularhöhle; sie besitzt ein beträchtliches Lumen, das sich nach der Mitte zu verengert, aber, wenn auch mit sehr geringem Durchmesser, fast durch die ganze Breite der Zwischenplatte fortsetzt und in das der anderen Seite einmündet; nur an einer Stelle ist auf der anderen Seite das Lumen unterbrochen, und die Zwischenplatte solid.

Embryo XXXVI 100 bietet eine sehr auffallende Abweichung vom Normalen. Derselbe ist 9 mm lang und in Horizontalschnitte zerlegt. Auf beiden Seiten sind die Zwischenwandungen, welche die Hohlräume der Mandibularhöhle und der Prämandibularhöhle von einander scheiden, verschwunden, nur die obere Partie der ersteren, aus welcher der Obliquus superior hervorgeht, und die untere Partie, welche zu der Adductor-Gruppe sich entwickelt, sind durch vorspringende Wandungsfalten zu besonderen Abschnitten abgegrenzt geblieben — doch steht auch ihr Lumen mit dem allgemeinen Lumen in Zusammenhang. Dass es sich hier nicht um künstliche Verbindung mittels durchrissener Wandungen handelt, ist auf den ersten Blick klar; ob die Communication der beiden großen Höhlen von Anfang an bestanden hat, oder ob eine allmähliche Resorption der Wandungen eingetreten ist, lässt sich leider nicht feststellen. Gegenüber der ziemlich häufig vorkommenden Communication der III. Kopfhöhle mit der mandibularen ist diese hier beschriebene Communication eine große Seltenheit.

Bei größeren Embryonen zeigen sich nur wenig der Darstellung bedürftige Abweichungen. Embryo XXXVI 30 von 12 mm Länge zeigt die Zwischenplatte bereits als einen ganz schmalen, lumenlosen Strang, von einer Seite zur anderen gehend; die Chordaspitze sitzt ihm an, aber man hat Mühe, ihn von derselben zu unterscheiden — so klein ist er schon. Gerade an den drei Schnitten, welche sagittal durch die Medianebene gegangen sind, bemerkt man ferner an der Unterwand der bereits zu einer gewissen Tiefe eingedrungenen Hypophysis eine kleine Blase, die auf dem mittleren Schnitte ihr Lumen, auf den beiden anderen ihre seitlichen Wandungen zeigt (XXXVI 30 VI 13—15). Sie ist ersichtlich ein Rest der Entodermmasse, welche die Verbindung des eigentlichen Kopfdarmes mit der Prämandibularzellmasse bildete.

Bei Embryo XXXVI 27 von 13 mm Länge findet sich ein weiterer Fall von Communication des Lumens der Prämandibularhöhle mit dem der Mandibularhöhle, freilich nur auf der einen Seite des Embryos. Der Embryo ist horizontal geschnitten und zeigt, dass der hintere untere Zipfel der rechten Prämandibularhöhle sich in den Theil der Mandibularhöhle öffnet, an welchem sich bald darauf der Adductorschlauch von der eigentlichen Mandibularhöhle abtrennen wird. Auf der anderen Seite liegen diese Theile nur einander an, aber kein Durchbruch der Wandungen erfolgt.

Wie ungleich übrigens das Tempo der Rückbildung im Bezirk

der Prämandibularhöhle und ihres Zubehörs ist, geht aus dem Vergleich zweier Embryonen hervor, von denen der eine 15 mm, der andere 16 mm lang ist. Ersterer zeigt die Zwischenplatte noch als einen weit offenen Kanal, der von der Höhle der einen Seite in die der anderen führt, während die Spitze der Chorda sich seiner Hinterwand dicht anlegt; letzterer zeigt die Zwischenplatte da, wo sie mit der seitlichen Ausbreitung des Hypophysensackes in Contact geräth, als einen sich rasch nach der Medianebene zu verengenden Spalt mit kaum mehr zusammenhängender Wandung, der auf der Höhe der vorderen Infundibular-Ausstülpung zunächst das Lumen verliert und auf den nächsten Schnitten ganz aufhört, so dass in der Medianebene die Chorda überhaupt nicht mehr an Reste der Zwischenplatte, sondern direct an die innere Begrenzung der Hypophysis anstößt, dieselbe sogar etwas einstülpt. Ähnliche Grade der Rückbildung zeigt auch der 16,5 mm lange Embryo XXXVI 38, bei dem die Chordaspitze an das sich ausstülpende Infundibulum gerathen ist.

d. *Pristiurus*.

Die Bilder, welche *Pristiurus*-Embryonen von 1 mm Länge im Querschnitt darbieten, sind bei Weitem nicht so deutlich und ausgeprägt, wie die von *Acanthias*, auch nicht einmal wie die von *Scyllium canicula*; dennoch aber lassen sie einen ähnlichen Thatbestand erkennen, besonders wenn man die späteren Stadien von Embryonen von 2—4 mm Länge zu Hilfe nimmt. Man erkennt dann rasch genug, dass die herkömmliche Auffassung, als entbehre *Pristiurus* eines Homologons der von Miss Platt, van Wijhe und Hoffmann beschriebenen vordersten (anterior) Kopfhöhle, irrig ist; nur erscheint dieselbe viel weniger ausgeprägt als bei *Acanthias* und ist desshalb auch schon in den allerersten Anfängen weniger accentuirt. Wer nur *Pristiurus*-Embryonen untersucht, wird kaum Bilder finden, welche den auf Taf. 10 Fig. 12 u. 13 gegebenen Zuständen von *Acanthias* gleichen, und wird desshalb Schwierigkeiten finden, zuzugeben, dass die Elemente, aus denen sich die Zwischenplatte der Prämandibularhöhlen aufbaut, die proximalen Mesodermpartien der als distal dazu gehörigen vordersten Partien der Mandibularhöhlen seien; indessen dürften nicht nur die unmittelbar vorliegenden Thatsachen der *Acanthias*-Entwicklung, sondern auch ein Vergleich der Stadien von 2—4 mm Länge beider Arten aufklärend wirken. Es kommt hinzu,

dass die ganze vorderste Partie des Entoderms bei *Pristiurus*-Embryonen weniger nachdrücklich ausgeprägt ist: nicht nur die Sonderung einer vordersten Kopfhöhle, also der lateralen Theile dieses Abschnittes, ist undeutlich, auch die mediane Partie ist viel weniger prägnant und zerfällt schon sehr früh; dass auch die Chorda resp. die Zellen, aus der sie sich in der Prämandibularmasse sondern sollte, zurückbleiben, ist um so begreiflicher, da — wie wir weiter unten sehen werden — auch der Abschnitt der Chorda, welcher zwischen den Mandibularhöhlen sich findet, die deutlichsten Zeichen gehemmter und desshalb unregelmäßiger Entwicklung aufweist.

So ist also *Pristiurus* auch in diesen wichtigen Phänomenen kein einwandfreies Paradigma der Selachier-Entwicklung. Es würde desshalb auch nicht lohnen, die Entwicklungsstadien des präoralen Entoderms und seiner Differenzirungsproducte in ähnlich ausführlicher Weise wie bei *Acanthias* darzustellen; genüge es, hier hervorzuheben, dass schon bei der allerersten Anlage die lateralen Partien der späteren Prämandibularzellmassen in ununterbrochenem Contact mit den gleichnamigen Theilen der Mandibularhöhlen stehen — dass also die PLATT'schen Kopfhöhlen den Abschnitten der Mandibularhöhle homodynam erscheinen, aus welchen der Obliquus superior hervorgeht, während die mehr proximal liegenden, also die die spätere eigentliche Prämandibularhöhle bildenden Abschnitte dieser Masse, mehr den Myotomabschnitten der Mandibularhöhle entsprechen; wir werden diese Auffassung auch noch bei etwas weiter entwickelten Stadien bewahrheitet finden.

Wie bei *Acanthias* und *Scyllium* scheint auch bei *Pristiurus* das Entodermlumen frühzeitig zurückzuweichen, so dass die dorsalen Mesodermpartien dieser vordersten Theile das Übergewicht über die ventralen Darmpartien gewinnen. De facto ist bei einem Embryo von 1,8 mm Länge, welcher noch weit offene Kopfplatten und nur am hinteren Theile des Rumpfes hoch aufgerichtete, aber noch nirgends geschlossene Medullarplatten aufweist, die vor dem Lumen des Entoderms gelegene Partie der späteren Prämandibularmasse seitlich so spitz ausgezogen, dass der Querdurchmesser den Höhendurchmesser um das Doppelte und Dreifache übertrifft. Diese seitlichen Spitzen sind die Zellen der späteren PLATT'schen Kopfhöhle, und — wie schon eben bemerkt — setzen sie sich ununterbrochen in die gleichnamigen Theile der Mandibularhöhle fort, während die dickere mediane Masse weniger weit caudalwärts reicht und sich früher von dem Contact mit der seitlichen Mesodermmasse loslöst,

als bei *Acanthias*. Doch giebt es bei all diesen Verhältnissen wohl sehr viel individuelle Abweichungen, die es schwer machen, eine maßgebende Norm aufzustellen.

Auf Sagittalschnitten von 2 mm langen Embryonen kann man sehr leicht feststellen, dass auch bei *Pristiurus* ein präoraler Theil des Entoderms bis an den vorderen Neuroporus sich erstreckt. Während derselbe aber bei *Acanthias* eine relativ feste Gestalt behält, d. h. sowohl einen medianen wie zwei laterale, in sich fest verbundene Abschnitte erzeugt, geht bei *Pristiurus* die Differenzirung einen anderen Weg. Die vordere Hälfte der ganzen Partie beginnt seitlich sich frühzeitig in lockere Zellen aufzulösen, und von einem medianen, längere Zeit selbständigen, präoralen Darmabschnitt ist nicht die Rede. Dies erkennt man am besten bei dem 2,5 mm langen Embryo XXXIV 941, dessen Beschreibung zu geben ich für nützlich halte, auch wegen anderer Verhältnisse.

Das Medullarrohr ist bei diesem Embryo schon durchaus geschlossen, die Hirnbeuge aber erst im Anfang begriffen, von einer Kopfbeuge noch keine Rede. Die Bildung der Ganglienleiste ist caudalwärts kaum bis auf die Höhe der Vagusplatte vorgedrungen, die Trigeminusplatte und die vordersten Partien der Mesectodermbildung sind noch nicht über die dorsalen Grenzen der Mandibularhöhle ventralwärts hinabgewachsen, so dass noch keine Mesectodermzellen sich den Elementen der Prämandibularmasse zugesellen konnten. Die Mandibularhöhle zeigt zwar schon ein großes Lumen, aber ihre vordere Wandung ist noch durchaus ventral gerichtet, dem Ectoderm der späteren Mundspalte parallel, während die hintere Wandung senkrecht auf derselben steht. Die obere Wandung ist als Hypothenuse dieses gleichschenkligen Dreiecks schräg gerichtet, der Medullarbasis parallel. Nach hinten mit der ungleiche und zusammenhängende Somite bildenden III. Kopfhöhle verbunden, steht die Medullarhöhle nach vorn in unmittelbarem Contact mit den Seitentheilen der Prämandibularmasse, an der noch keine Spur eines Lumens zu erkennen ist. Die Prämandibularmasse selbst wird bereits durch die abwärts gegen das Ectoderm drückende Infundibulargegend eingeknickt, so dass eine hintere massivere und eine vordere lockere Partie entsteht. Die etwas gelockerten Seitentheile dieser Masse stehen, wie erwähnt, mit den vorderen Winkeln der Mandibularhöhle in unmittelbarem Contact, während die sehr compacte Mitte noch durchaus mit dem Entoderm so verbunden ist, dass die Conturen ihrer Wandungen ohne Unterbrechung in einander übergehen.

Das Darmlumen ist schon weit hinter die Infundibulargegend zurückgetreten, so dass in der Prämandibularmasse überhaupt weder ein Lumen, noch auch irgend eine Grenze eigentlicher Entodermzellen gegenüber den dorsalen und lateralen Mesodermzellen zu unterscheiden ist. Ein Contact zwischen Infundibulargegend und ventralem Vorderkopfectoderm besteht aber noch nicht; es lässt sich um so sicherer feststellen, dass die gesammte Zellmasse vor der Infundibulargegend in Auflösung resp. Lockerung begriffen ist — und dieses Factum hat gegenüber den Verhältnissen, die bei *Acanthias* und *Scyllium* bestehen, ein wesentliches Interesse.

Es ist ferner von beträchtlichem Interesse, bei diesem Embryo constatiren zu können, dass die Chorda, welche fast auf ihrem ganzen Verlauf der dorsalen Wandung des Darmes noch dicht aufliegt und durch die oben erwähnte Lamelle sogar noch mit derselben direkt verbunden ist, unmittelbar in die Prämandibularmasse sich fortsetzt und innerhalb derselben noch unterscheidbar ist. Die gefäßbildenden Zellen der Aorta, welche beiderseits neben dieser Lamelle, dicht über dem Darm, sich zur Bildung des Sinus cephalicus anschicken, berühren sich noch nicht, und nur an einer Stelle, etwas über und hinter dem Spritzlochsack, hat sich die Chorda schon von der Entodermwandung abgehoben, und gerade an dieser Stelle scheint auch die Bildung der beiderseitigen Aorten am raschesten fortzuschreiten. Es ist freilich nicht zu verkennen, dass dicht vor dieser Stelle auch in der cellulären Constitution der Chorda bereits Unregelmäßigkeiten sich zutragen: eine Art von knotiger Anschwellung durch Häufung und Umlagerung der Zellen und Kerne tritt mitten in ihrem Verlaufe ein; aber zu den merkwürdigen Zickzackbildungen der vorderen Chorda, die weiter unten beschrieben werden sollen, kommt es offenbar erst durch die stärkere Ausdehnung des Kopftheils der Aorten, wenn sie durch ihre Verschmelzung den Sinus cephalicus erzeugen und dadurch die Chorda von ihrem Mutterboden, dem Entoderm, hinwegdrängen.

Bei dem etwas weiter entwickelten Embryo XXXIV 943 hat sich nicht nur eine fast rechtwinklige Knickung der Bodenplatte des Medullarrohres als Hirnbeuge eingestellt, auch eine Kopfbeuge macht sich bemerkbar, wenn auch erst als eine leicht gerundete Biegung des ventralen Kopfectoderms. Das Darmlumen hat sich noch weiter zurückgezogen; die Prämandibularmasse aber ist durch die Einsenkung der Infundibulargegend gegen das Ectoderm aus einander gedrängt worden; vor der Einsenkung verblieben nur einige wenige Zellen

als letzter Rest des ursprünglichen präoralen Entoderms, hinter demselben liegt aber die ganze Prämandibularzellmasse. Da auch bei diesem Embryo die Mesectodermzellen noch nicht bis auf die ventrale Seite hinabgerückt sind, so lässt sich constatiren, dass die einzelnen Zellen vor der Infundibulargegend entodermal sind; erst später setzen sich die Mesectodermzellen an ihre Stelle. Die Chorda ist durch die Bildung des Sinus cephalicus schon weiter vom Vorderdarm abgedrängt worden; man sieht fast, wie ihr Zusammenhang mit der Entodermwand gesprengt resp. ausgezogen wird, und wie die Zickzackbiegungen durch ungleichen Druck zu Stande kommen, auch Unterbrechungen ihres Verlaufs durch Umlagerung ihrer Zellen bewirkt werden. Die lateralen Partien der Prämandibularmasse zeigen sich sehr aufgelockert und gehen ohne wesentliche Unterbrechung in die compactere mediane Partie über, welche ihrerseits mit dem Vorderdarm und der Chorda so verschmolzen erscheint, dass eine Grenze schwer festzustellen ist; eben so ist ihre ventrale, also in strengerem Sinne entodermale Wandung mit dem Ectoderm der Kopfbeuge untrennbar verschmolzen.

Embryo XV 658 von 3 mm Länge zeigt ein Stadium, in welchem die Prämandibularmasse durch das Hinabdrängen der Infundibulargegend in der Mitte unterbrochen ist, auf den Seiten aber bis dicht unter den Neuroporus sich fortsetzt und dort auch noch in der Mitte durch eine Brücke von 4—6 Zellen zusammenhängt. Ich benutze diesen Fall auch hier, um auf einen Unterschied in der Auffassung derjenigen Autoren hinzuweisen, welche allein bisher die Entstehungsverhältnisse dieser Gebilde etwas genauer untersucht haben: Miss Platt und Hoffmann. Die Erörterung dieses Unterschieds und der Versuch, eine Entscheidung zu treffen, wird weiter unten bei Erörterung der allgemeinen Gesichtspunkte in der Beurtheilung der thatsächlichen Verhältnisse gegeben werden. Die letzteren zeigen aber, eben so wie bei *Acanthias* auch bei *Pristiurus*, dass die Zellen, aus welchen die Platt'sche Kopfhöhle hervorgeht, aus den seitlichen Theilen der ganzen Prämandibularmasse hervorgehen, nicht bloß aus dem vorderen Theile, welcher später durch das Zusammenfließen der Infundibulargegend mit dem Ectoderm von dem größeren hinteren abgetrennt wird. Der Zusammenhang der hinteren Theile der Platt'schen Kopfhöhle mit den dorsalen Partien der eigentlichen Prämandibularhöhle, den wir bei *Scyllium* eben so wie bei *Pristiurus* beobachten, ist der deutlichste Beweis — wenn es dessen bedürfte — dass diese hinteren Theile aus den seitlichen

Zellen der eigentlichen Prämandibularhöhlen hervorgehen und von ihr jeweils völlig abgeschnürt werden, jeweils auch mit ihr von vorn herein in Zusammenhang bleiben, aber nicht, wie Miss PLATT es angiebt, von dem vorderen, durch das Infundibulum abgeschnürten Stück des Entoderms ausgehend, sich rückwärts über die Prämandibularhöhlen hinüberschieben: ein solcher Process, ließe er sich constatiren, würde eben auf die Beurtheilung des morphologischen Werthes der PLATT'schen Kopfhöhle sehr verändernd einwirken.

Bei dem Embryo XXXIV 911, von 3,5 mm Länge, ist die vordere Partie der Prämandibularmasse bereits völlig verschwunden: die untere Fläche des Vorderhirns, vom Infundibulum an, liegt dem Ectoderm dicht an; nur ein kleiner halbrunder oder spitz-ovaler Raum bleibt frei, und in demselben finden sich einige lose Zellen, die wohl der letzte Überrest des präoralen Darmes sind. Auch können bereits einzelne Mesectodermzellen bis dahin vorgedrungen sein, da von beiden Seiten diese Zellmassen weiter ventralwärts gewachsen sind. Dieser kleine ovale Raum enthält die letzte Spur jener Bildungen zwischen Infundibulum und vorderem Neuroporus.

Der Embryo XXXIV 935 von 5 mm Länge läßt nun schon ein deutliches Lumen in der Hauptprämandibularzellmasse erkennen, deren Wandungen allmählich ein epithelartiges Gepräge annehmen. Über dieser beginnenden Blase und außen von ihr liegen die Zellen der PLATT'schen Kopfhöhle, welche schräg von oben nach unten gerichtet sind, wie wir sie bei *Acanthias* und auch bei *Scyllium* antrafen. Sie sind aber so von Mesectodermzellen umgeben, dass es schwer ist, sie von denselben zu trennen: nur ein geübtes Auge kann die Ansätze zu einer zusammenhängenden Bildung wiedererkennen, die sogar hier und da, besonders über der Haupthöhle, den Versuch einer kleinen Blasenbildung als letzten Rest einer vordersten Kopfhöhle macht. Die Haupthöhle selbst weist mancherlei, sie gliedernde Zwischenwände auf, wie wir sie auch bei anderen Selachiern antreffen, deren Bedeutung wohl auf ihren Ursprung aus einer größeren Zahl ursprünglich metamerisch getrennter Abschnitte zurückzuführen ist. Gegen die Mitte zu wird die Prämandibularmasse wieder compact, nimmt erst dreieckige, nachher ovale Form an und grenzt caudalwärts an die vordere Wand des Sinus cephalicus, über welchem die Chorda, nach Ablösung und Reduction aller sie mit der Darmwand verbindenden Brücken, in das obere Stück der Zwischenplatte in stark gekrümmtem Bogen einmündet. Die Hirnbeuge hat sich schon zur Sattelbeuge entwickelt, und die

Kopfbeuge beginnt spitzwinklig zu werden: noch aber ist kein Ansatz zur eigentlichen Hypophyse gemacht.

Bei dem Embryo XXXIV 890 von 6 mm Länge sieht man sehr deutlich, wie eine dorsal von der eigentlichen Prämandibularhöhle liegende kleinere Blase mit epithelartigen Wandungen mit der Haupthöhle in Communication tritt; vor dieser Blase finden sich noch eine Anzahl lockerer Zellen der Vorderwand der Haupthöhle angelagert: diese Zellen und die kleinere Blase sind der Rest der PLATT'schen Kopfhöhle; sie haben sich nur auf der einen Seite des Embryos erhalten, sind auf der anderen Seite bereits verschwunden.

Bei Betrachtung des in Sagittalschnitte zerlegten Embryos XXXIV grau 6 von 5 mm Länge möchte ich auf einen Umstand aufmerksam machen, der wohl verdient, in größerem Zusammenhange dargestellt zu werden, wozu indessen erst später die geeignete Gelegenheit sich bieten wird, sobald es sich um die Erörterung der phylogenetischen Bedeutung der Chorda dorsalis handeln wird. Aber des Zusammenhanges halber, in welchem die Chorda mit der Prämandibularzellmasse steht, und auch im Hinblick auf die Auffassungen, welche FRORIEP über die von ihm präspinal genannte Kopfpartie dargelegt hat, halte ich es für nützlich, schon jetzt noch einige weitere Thatsachen anzuführen, deren Verwerthung nicht unwichtig werden dürfte. Wenn ich diese Erörterungen hier bei Behandlung der Embryonen von *Pristiurus* vornehme, so geschieht das nicht nur, weil *Pristiurus*-Embryonen sehr verbreitet sind, die Nachprüfung also leicht ist, sondern weil gerade bei dieser Gattung die Bildung der Chorda viele Anomalien zeigt.

Bei der Ablösung der Chorda aus dem Verbande des Entoderms gewahrt man häufig, besonders an dem Kopftheile, dass die eigentlichen Chordazellen durch eine Schicht Zellen mit der dorsalen Wand des Entoderms in Zusammenhang bleiben. Diese, wie eine dünne Querwand in der Mittellinie ausgespannte Lamelle trennt die Anlage der beiden Aorten von einander, wird aber an vielen Stellen durchbrochen, so dass sie schließlich nur in unregelmäßigen Zwischenräumen die Chorda mit dem Entoderm verbindet. Am stärksten ist diese Durchbrechung über dem Spritzlochtheil des Entoderms und in der Nähe der Prämandibularzellmasse. Hier beginnt die Bildung des Sinus cephalicus durch eine besonders starke Wucherung der gefäßbildenden Zellen, welche aus Gründen, die wir später näher kennen lernen werden, zu Blasen anschwillt und in unregelmäßiger Weise zur Bildung eines großen unpaaren, aber sehr deutlich aus

bilateralen Bildungen hervorgehenden Blutsinus führt, durch welchen die Chorda weit aus ihrer ursprünglichen Lage verdrängt wird. Immerhin bleiben zunächst eine Anzahl von Zellbrücken auch hier zwischen Chorda und Entodermwandung bestehen, welche, als runde Stränge angeordnet, zwischen sich Stücke der Wandungen des Sinus cephalicus resp. der Aorten aufweisen, aus deren Vereinigung ersterer entsteht. Solcher Brücken giebt es 2—4, mitunter sind sie ziemlich lang, mehrfach aber bleiben sie auch nur als zellige Reste an der Unterseite der Chorda haften, ohne mit dem Entoderm die Verbindung aufrecht zu halten. Bei dem vorliegenden Embryo nun ist die ursprüngliche Verbindung der Chorda mit der Prämandibularzellmasse unterbrochen: die Chorda läuft in eine solche Zellbrücke aus, welche dicht vor der Prämandibularzellmasse vom Entoderm vor dem Sinus cephalicus an die Chorda geht. Die dorsale Zellschicht aber, welche die Prämandibularzellmasse gegen den Raum der Sattellehne abgrenzt, macht durchaus den Eindruck, in sich noch Chordazellen zu beherbergen, so dass man wohl annehmen darf, die Unterbrechung zwischen ihr und dem vordersten Theil der Chorda sei nicht normal.

Eine solche Auffassung wird durch ähnliche Bilder verstärkt, die sich bei anderen Embryonen vorfinden. So zeigt z. B. Embryo XXXIV grau 1 (Taf. 13 Fig. 17) einen noch wesentlich complicirteren Zustand. Zunächst ist es bemerkenswerth, dass die hinterste der isolirten Brücken, welche den Sinus cephalicus durchsetzen, die Differenzirung der Zellstructur mitgemacht hat, welche die eigentlichen Chordazellen auszeichnet. Ferner zeigt die Chordaspitze eine Verdickung und zugleich eine Spaltung in zwei vor resp. hinter einander liegende Äste, welche vielleicht so zu erklären ist, dass der hintere der beiden Äste oder beide ursprünglich nur Brücken zwischen der eigentlichen Chorda und der Entodermwandung vorstellten, als solche aber zu nahe an einander rückten, während gleichzeitig die Chordaspitze keine normale Ausbildung erfuhr. Denn in der That verschmilzt auch bei diesem Embryo die Chordaspitze nicht mit dem hinteren Ende der Prämandibularzellmasse, vielmehr findet man zwischen jenem zwiespaltigen Chordaende und der an Umfang recht geringfügigen Zwischenplatte der Prämandibularzellmasse zwei kleine kuglige Klümpchen, die offenbar aus Chordazellen gebildet sind und, einer vor dem anderen, den Rest der eigentlichen Chordaspitze zu bilden scheinen, wobei es zweifelhaft bleiben mag, ob sie eher zur Prämandibularzellmasse zu zählen

seien als zu der, normaler Weise, an letztere angrenzenden Chordaspitze.

Etwas ähnliche Verhältnisse bietet der 4.5 mm lange Embryo XXXIV 12 (Taf. 13 Fig. 16), in so fern auch bei ihm die Chordaspitze zu zwei gerundeten Ballen umgestaltet ist, die dicht auf die Prämandibularzellmasse folgen und durch ihre Configuration durchaus letzterer ähnlich sehen, als gehörten sie zu ihr ebenso gut, wie zur Chorda selbst. Brücken zwischen Chorda und Entoderm finden sich bei diesem Embryo nicht, der Sinus cephalicus ist nicht unterbrochen, ja, er bildet eine dorsalwärts gehende Ausstülpung, durch welche sogar die Chorda in einem sehr spitzen Winkel geknickt erscheint.

Auch bei dem 4 mm langen Embryo XXXIV grau 21 haben wir Unregelmäßigkeiten der Chordabildung zu constatiren, aus denen darauf zu schließen ist, dass die Rückbildung der Vorderkopfchorda die mannigfaltigsten Wege einschlägt. Auch hier ist zwischen dem eigentlichen Chordaende und der Prämandibularmasse eine kuglige Zellmasse zu sehen, welche dem Entoderm aufsitzt: gehört es zu der letzteren? oder bildet es die abgetrennte vorderste Partie der Chorda? Eine weitere Unregelmäßigkeit zeigt sich an dem Stück der Chorda, welches über dem Sinus cephalicus liegt: die Zellen bilden dort einen Querriegel mitten im Verlauf der Chorda, so dass dieselbe ein dorso-ventral gerichtetes Kreuz darstellt.

Eine der merkwürdigsten Unregelmäßigkeiten in der Bildungsweise der Chorda zeigt aber der 3,5 mm lange Embryo XXXIV 944. Bei diesem Embryo verläuft die Chorda in mehrfachem Zickzacklaufe; derselbe fängt bereits hinter dem 3. Kiemensacke an und setzt sich über Hyoid- und Spritzlochsack bis an die Prämandibularmasse fort. Und zwar ist der Zickzacklauf sowohl von einer Seite zur anderen, als auch dorso-ventralwärts gerichtet. Welche Motive ihn verursacht haben, wird schwer festzustellen sein: durch Untersuchung zahlreicher Embryonen erfährt man, dass gerade bei *Pristiurus* die Störungen der Chordaentwicklung sehr zahlreich sind, und es scheint, dass ihre Ablösung vom Entoderm gerade bei dieser Gattung mannigfaltige Besonderheiten besitzt, wesshalb ich es mir angelegen sein ließ, hier davon Einiges zu berichten. Die Unregelmäßigkeiten am Vorderkopf dürften wohl durch die Bildung des Sinus cephalicus hervorgebracht werden, dessen sehr ungleiche Dimensionen auf die Lostrennung der Chordazellen vom Entoderm gewiss von Einfluss sind. Am Rumpfe, wo die Vereinigung der beiden Aorten erst sehr

spät erfolgt, ist die Chordabildung eine durchaus regelmäßige, und die Abtrennung vom Entoderm erfolgt durch Loslösung der sie ursprünglich verbindenden Lamelle in der Weise, daß die Zellen der letzteren sich als die sog. Subchorda an die Unterseite der Chorda anschmiegen. Am Vorderkopfe aber greifen umgestaltende Einflüsse der Gefäßentwicklung ein, deren Folge eben die Bildung des Sinus cephalicus und verschiedener anderer, für die Embryonalstadien charakteristischer Zustände ist, die indess nur in ausführlicher Darstellung genügend behandelt werden können, wozu hier nicht Zeit und Raum ist. Eine der auffallendsten Folgen der Bildung des Sinus cephalicus ist das weite Emporheben der vorderen Chorda von ihrer Ursprungsstelle, der dorsalen Darmwandung, und zugleich die frühzeitige Durchbrechung der Lamelle, welche von Anfang an auch für die vordere Chorda besteht und in jenen Brücken temporär erhalten bleibt, welche, mitten durch das große Lumen des Sinus cephalicus hindurch, Chorda und Darm in Verbindung halten. Dass die Zellen, aus denen diese Brücken bestehen, ihrer Natur nach nicht von denen abweichen, aus welchen die Chorda selbst besteht, ergiebt sich durch die schon erwähnte und gar nicht seltene Anomalie, dass sie die Differenzirung zu specifischen Chordazellen mitmachen — und darauf beruht denn auch die Zickzackbildung der Chorda des vorliegenden Embryos, bei dem solche Brücken zu constituirenden Abschnitten der Chorda selbst geworden sind.

Käme es darauf an, das Thema der Chordaanomalien erschöpfend zu behandeln, so könnte ich noch Dutzende von Varianten beschreiben; es genügt mir aber, das Vorstehende hier erwähnt zu haben, welches noch durch die Abbildungen Fig. 13—15 auf Taf. 13 erläutert wird.

Es bleibt mir noch übrig, auf ein anderes Verhältnis hinzuweisen, dessen Bedeutung weiter unten in seiner principiellen Tragweite hervorgehoben werden wird.

Bei vielen Embryonen von 3 mm Länge an erkennt man, dass der hintere untere Winkel der Prämandibularmasse dicht an die vordere Wandung der Mandibularhöhle anstößt und oft, besonders bei Embryonen von 5 und mehr Millimeter Länge, einen kleinen, in den Mandibularbogen hineinragenden Schlauch entsendet. Dieser Schlauch ist fast immer von Mesectodermzellen umgeben, so dass man oft glaubt, er stehe in directem Zusammenhange mit dem ventralwärts gerichteten Theile der Mandibularhöhle selbst. In weitaus den meisten Fällen kann man sich aber überzeugen, dass dies nicht der

Fall ist, dass vielmehr nur ein Contact, keine Verschmelzung, des blinden Endes der Prämandibularhöhle mit der vorderen Wand der Mandibularhöhle stattfindet. Es giebt aber doch einzelne Fälle, in denen aus dem bloßen Contact eine Verschmelzung geworden ist, und die vordere Wand der Mandibularhöhle in die untere Wand der Prämandibularhöhle direct übergeht, so dass die Lumina beider Höhlen mit einander in Communication treten. Ein solcher Fall liegt in dem 9 mm langen Embryo XXXIV 898 vor, bei dem auf beiden Seiten dieser Zusammenhang deutlich besteht (Taf. 13 Fig. 1).

e. *Scymnus lichia.*

Wie ich schon in der vorigen Studie bemerkte, habe ich nur ein halbes Dutzend in den drei üblichen Richtungen geschnittener Embryonen von 10,25 mm Länge zu meiner Verfügung, die ich nun beschreiben und etwas schematisch abbilden will (Taf. 15 Fig. 6—20).

Ich beginne mit Sagittalschnitten von Embryo XXXI 19. Der Embryo zeigt bereits einen fortgeschrittenen Bau, weit offene Mundspalte, secundäre Augenblase mit selbständiger Linse, Nasengrube und Ohrblase mit deutlichem Ductus vestibuli. Die Schnitte sind 7,5 μ dick. Nach den ersten 30 Schnitten trifft das Messer hinter der Augenblase auf die ersten Zellen der Platt'schen Kopfhöhle, welche in ovaler Form dorso-ventralwärts gerichtet da liegt. Auf dem nächsten Schnitt zeigt sich in gleicher ovaler Form der angeschnittene Hohlraum der Prämandibularhöhle — unmittelbar darüber, schräg von unten nach oben resp. ventro-dorsalwärts verlaufend der schmale Hohlraum des späteren M. obliquus superior, also die dorsale Verlängerung der Mandibularhöhle, welche sich zwischen die Prämandibularhöhle und das Ganglion Gasseri schiebt. Ähnlich erscheint auch der dritte Schnitt, der durch die Prämandibularhöhle geht. Schon auf dem nächsten, dem 4., verändert sich das Bild, denn dicht hinter dem Oval der Prämandibularhöhle, in dem dreieckigen Raum zwischen ihr, dem Vorderrande der Mandibularhöhle und dem Ectoderm der Kopfbeuge zeigt sich die angeschnittene Kuppe einer weiteren kleineren Blase, deren dreieckige Gestalt die nächsten beiden Schnitte documentiren. Auch die nächsten Schnitte zeigen die beiden Blasen neben einander: die ovale vordere und die dreieckige hintere. Die erstere verlängert zusehends ihren Höhendurchmesser; auch die zweite wird allmählich höher und nach oben hin schmaler. Über der ovalen vorderen beginnt Zellmaterial der

Ganglienleiste resp. des bereits als N. ophthalmicus profundus zu bezeichnenden Theiles derselben sich zu zeigen. Auf dem 9. Schnitt zeigt die ovale Blase ziemlich in der Mitte eine Verengerung und gleichzeitig eine Verlängerung der unteren Spitze der Wandung, ohne dass das Lumen in diese Verlängerung einträte. Auf dem folgenden 10. Schnitt ist das Lumen unterhalb jener mittleren Verengerung geschwunden, nur der obere Theil der ovalen Blase zeigt es noch. Gleichzeitig hat sich die Spitze noch mehr verlängert, und zwischen der Prämandibularhöhle und der Augenblase finden sich Zellmassen, welche offenbar der Ganglienleiste entstammen und als Mesectoderm anzusehen sind. Auf dem nächsten, dem 11. Schnitt sieht man noch die innere Wandung der ovalen Blase, aber ohne eine Spur ihres Lumens, davor noch Mesectodermzellen, dahinter aber die nun immer größer gewordene, aber noch dreieckig gestaltete hintere Blase, welche mit ihrer vorderen Wandung zwar mit den Wandungszellen der ovalen Blase sich eng berührt, aber nirgends damit verschmilzt oder gar in Lumenzusammenhang tritt. Ein ähnliches Bild giebt auch noch der nächste, 12. Schnitt, doch sind von der Wandung der ovalen Blase nur noch Reste der untersten Spitze und der obersten, dem Ganglion ciliare, das jetzt angeschnitten erscheint, angelagerten Partie zu erkennen, davor aber noch Mesectodermzellen. Bemerkenswerth aber ist nur ein Unterschied, der in der Beschaffenheit der Wandungen der dreieckigen hinteren Blase sich geltend macht. Es ist nämlich der vordere Theil dieser Wandung, welcher bisher der ovalen Blase anlag, durch ein lockereres Gefüge seiner Zellen gegenüber der unteren und hinteren Wandung ausgezeichnet. Dieser Unterschied dauert auch auf den folgenden Schnitten fort, auf deren nächsten dreien von der vorderen ovalen Blase nur noch ein oberer Rest neben dem Ganglion ciliare zu erkennen ist, während die untere Spitze verschwunden ist. Allmählich wird die dreieckige Gestalt der hinteren Blase geändert; mit dem zunehmenden Umfang ihres Hohlraumes wird zunächst die Vorderwand bogenförmig gerundet und zeigt dabei fortgesetzt die lockere Fügung ihrer Zellen. Allmählich hört die dreieckige Gestalt überhaupt auf, und die Blase rundet sich in allen Richtungen ab, bleibt aber immerhin länglich in der Richtung eines schrägen, dorso-ventral gerichteten Durchmessers. Ungefähr 8—10 Schnitte verbleibt der Blase dieselbe Gestalt; indessen nimmt die lockere celluläre Formation der Wandung immer mehr zu gegenüber der unteren festeren, bis sie allmählich die Hälfte des Umfangs einnimmt. Nun sind die Schnitte schon der

Mitte des Körpers beträchtlich genähert, so dass die vordere untere Wandung der Blase sich der Hypophysiseinstülpung unmittelbar angelagert zeigt; auf den weiter nach der Mittelebene zu gelegenen Schnitten verschmälert sich nun das Lumen der Blase, und gleichzeitig lockert sich das zellige Gefüge der ganzen Wandung. Die hintere innere Wandung springt nun etwas gegen das Lumen nach innen vor, wodurch der Hohlraum in der Mitte verengert, und ein oberer und unterer Theil der Blase hergestellt wird; der untere liegt mit seiner Wandung dem Ectoderm der Hypophysis an, welche aber bereits eine obere und eine untere Einbuchtung zeigt; zwischen beiden liegt die Blase. Das Lumen derselben nimmt allmählich eine S-förmige Gestalt an, der obere Theil ihrer Wandung verlängert sich etwas gegen die Hirnbasis zu, von wo der Oculomotorius bereits auswächst, und verliert das Lumen; und nach weiteren 2 Schnitten sieht man das stark umgebogene, mehrfach geknickte Vorderende der Chorda in Contact mit der unteren Partie der sehr verdickten Hinterwand der Blase treten, deren schmales Lumen nur noch auf ihrer unteren Hälfte besteht. Dicht nach der Berührung mit dem Chordaknopf zeigt die Blase ihre geringste Ausdehnung, das Lumen ist fast verschwunden, die Wandungen liegen an einander in S-förmiger Gestalt. Damit ist die Mittelebene des ganzen Gebildes, also der Prämandibularhöhle, erreicht. Die andere Seite der Prämandibularhöhle ist beinahe ganz identisch mit der eben beschriebenen; nur ein nicht uninteressanter Unterschied besteht an der äußeren Hälfte der unteren hinteren Blase: sie zeigt wenige Schnitte vor ihrer äußeren Wandung eine in das Lumen vorspringende Scheidewand, welche von dieser äußeren Wandung herkommt und die hintere Blase in zwei dorso-ventral gerichtete Abtheilungen sondern würde, falls sie weiter als nur einige Schnitte in den Hohlraum vordränge. In allem Übrigen ist die Gestaltung genau mit der der anderen Seite in Übereinstimmung.

Nun will ich einen zweiten Embryo XXXI 1, gleichfalls sagittal geschnitten, beschreiben, mich aber darauf beschränken, diejenigen Punkte hervorzuheben, in denen derselbe von der vorstehenden Beschreibung abweicht.

Zunächst will ich erwähnen, dass auf demselben Schnitt, der die PLATT'sche Kopfhöhle anschneidet, zwischen ihr und dem Anschnitt der den Obliquus superior enthaltenden dorsalen Verlängerung der Mandibularhöhle, einige Zellen der Ganglienleiste liegen, die, wie die folgenden Schnitte lehren, von dem G. ciliare herrühren:

sie waren bei dem vorigen Embryo nicht zu erkennen, erinnern aber an ähnliche Ausläufer des G. ciliare bei *Torpedo* und anderen Selachiern. Dann erscheint das G. ciliare selber mit seinem vorderen Ausläufer, dem N. ophthalmicus profundus, und gleichzeitig mit der äußeren Wandung der dreieckigen hinteren Blase der Prämandibularhöhle. Vor der in gleicher Ausdehnung wie bei dem vorigen Embryo sich erstreckenden vorderen Blase, die sich ähnlich zuspitzt und verlängert wie dort, findet man auch wie dort Mesectodermzellen. vielleicht sogar einige mehr, welche über der oberen Hälfte der ovalen Blase näher der Mittelebene liegen. Die Differenzirung der Wandungen, die Umgestaltung der hinteren Blase zu rundlich-ovaler Gestalt, dann zu S-förmiger Krümmung und Verschmälerung des Lumens mit Anlagerung der unteren Wandung an die Hypophysiseinstülpung — alles das geschieht wie bei dem vorigen Embryo; nur verkleinert sich der Höhendurchmesser der Blase noch beträchtlicher als bei ihm, und es tritt keine Einbuchtung der hinteren Wandung auf, wo die Chordaspitze sich derselben anlöthet, was gerade an der tiefsten Stelle der Blase geschieht, so dass die Blase fast als eine nach oben gerichtete Verlängerung der Chorda erscheint.

Die wesentlichste Variante findet sich aber auf dem anderen Antimer (XXXI 2). Dasselbe zeigt die PLATT'sche Kopfhöhle in mehrere, durch besondere Wandungen von einander geschiedene Theile getheilt. Oben beschrieb ich eine Einschnürung etwas über der Mitte derselben. Hier ist diese Einschnürung zur vollkommenen Trennung durchgeführt, so dass ein größerer oberer Abschnitt existirt. welcher zwischen der unteren resp. hinteren dreieckigen Blase und dem G. ciliare liegt, und ein kleinerer unterer, welcher vor beiden liegt und die lange Spitze enthält, welche sich nach vorn unter die Augenblase erstreckt. Auf der Grenze beider, näher an der vorderen Wand der oberen Abtheilung, findet sich noch eine kleinere dritte Blase, und hinter derselben medianwärts liegen vereinzelte Mesectodermzellen. Diese Disposition erinnert durchaus an Verhältnisse, die wir bei *Scyllium* und *Pristiurus*, wenn auch freilich nicht in so klarer Durchführung, finden.

Ich wende mich nun zur Beschreibung einiger horizontal geschnittener Embryonen, immer von derselben Größe und demselben Stadium, alle demselben Mutterthier entnommen. Bei Embryo XXXI 4 ist das Folgende zu beobachten (leider sind die Schnitte z. Th. verunglückt, doch reicht die große Mehrzahl der gut gelungenen aus,

den Thatbestand zu erkennen). Den Anfang mache ich mit der Beschreibung eines Schnittes, in dem noch keine Spur der Prämandibularhöhle getroffen worden ist, wohl aber die Mandibularhöhle beiderseits, vor ihr das G. ciliare, außen von ihrer lateralen eingebogenen Wandung der untere Theil des G. Gasseri, oben resp. vorn das Mittelhirn mit dem Ursprung der beiden Nn. oculomotorii, in der Mitte zwischen den beiden Mandibularhöhlen der Querschnitt der Chorda und darunter die innerste Kuppe der Hypophysis, welche nach unten (d. h. auf dem Schnitt!) in schmaler Zellenverbindung mit dem frontalen Ende des Vorderdarmes resp. der Mundspalte steht.

Auf dem nächsten Schnitt trifft man nun beiderseits neben dem Chordaquerschnitt auf die eben angeschnittenen Wandungen der Prämandibularhöhle, welche sich auf den folgenden Schnitten wie ein doppelwandiger Sack über die birnförmige Hypophysiseinbuchtung herstülpt, deren Hälften aber in der Mitte verbunden und mit einer doppelten, nach dem Zwischenhirn gerichteten Vorragung versehen sind. Dieser Theil der Prämandibularhöhle entspricht offenbar der Zwischenplatte der bisher beschriebenen Selachier, weist aber viel complicirtere Bildungen auf. Die am weitesten um die Hypophysiseinsenkung herumgreifenden Seitentheile sind wahrscheinlich auf die myotomartigen, rechts und links von der Chordaspitze an der Basis der Prämandibularzellmasse liegenden Abschnitte zurückzuführen, welche bei *Scymnus* in außergewöhnlichem Maße an der Blasenbildung der gesammten Prämandibularhöhle participiren. Nach wenigen weiteren, ventralwärts folgenden Schnitten wird auch die untere resp. vordere Wandung der Zwischenplatte getroffen, und gleichzeitig dehnen sich die Seitentheile mehr nach außen gegen die innere Wandung der Mandibularhöhle hin aus. Dabei macht sich eine Ungleichheit auf den beiden Antimeren geltend, in so fern die linke Prämandibularhöhle einen größeren Hohlraum umschließt als die rechte, wie denn auch an dem äußeren vorderen Winkel der linken Höhle der Schnitt auf die dorsale Kuppe der Platt'schen Kopfhöhle trifft, welche als vordere ovale Blase auf Sagittalschnitten beschrieben ward. Diese Blase ragt also auf der linken Seite dorsalwärts höher hinauf, wird desshalb auch früher von dem Schnitte getroffen. Nach zwei weiteren, leider gerollten Schnitten folgt nun auch die Platt'sche Kopfhöhle auf der rechten Seite. Außen von diesen beiden vorderen Blasen trifft der Schnitt das G. ciliare resp. seine commissurale Verbindung mit dem G. Gasseri, von demselben gehen einige Zellreste nach außen, zwischen vorderer Wand der

Blase und der nun auf den Schnitten in die Erscheinung tretenden Augenblase. Auf der linken Seite ist die vordere Blase etwas umfangreicher als auf der rechten; ja, der Unterschied wird noch größer, indem rechts eine kleine runde Blase zwischen der größeren inneren und der kleineren vorderen Blase auftritt, von der links nichts zu sehen ist. Weiter ventralwärts endet dann erst die innere größere Blase und schließlich die vordere kleinere mit langer Spitze unter der Augenblase.

Die Varianten scheinen aber bei *Scymnus* zahlreich zu sein, und so offenbart ein vierter Embryo (XXXI 7), der auch horizontal geschnitten ist, wieder Abweichungen, die es der Mühe lohnt, hier festzustellen.

Besonders bemerkenswerth ist auch bei diesem Exemplar, dass die Zwischenplatte mit zwei nach hinten gerichteten abgerundeten Säcken die Hypophysiseinsenkung seitlich umfaßt. Vor der Hypophysis findet sich die breite mittlere Partie der Zwischenplatte mit großem Lumen verbunden, die Wände zeigen das eigenthümliche lockere Zellgefüge, das ich oben bei den Sagittalschnitten beschrieb. Auf weiter ventralwärts folgenden Schnitten hört die Zwischenplatte auf, es folgt an ihrer Stelle die Spitze resp. Kuppe des Vorderhirns, auf ihren Seiten aber die großen Blasen der eigentlichen Prämandibularhöhlen. Wiederum sind beide verschieden groß, die rechte zeigt zwischen ihrem äußeren Vorderrande, der ziemlich gerade abgestutzt ist, und dem davor liegenden G. ciliare die obere Kuppe der kleineren, ovalen vorderen Blase, während die linke vielmehr ihr Lumen um die Mandibularhöhle vorn herum schlägt und anscheinend die Platt'sche Höhle in sich aufgesogen hat, denn das G. ciliare liegt dem vorderen, äußeren Rande dieser so vergrößerten Blase der linken Prämandibularhöhle dicht an. Auf dem nächsten Schnitt ist rechts die Platt'sche Höhle mit deutlichem Lumen versehen, links aber die Hauptblase um eben so viel vergrößert, und vor beiden zeigen sich Mesectodermzellen. Das gleiche Verhalten zeigt auch noch der nächste Schnitt, zugleich aber auf der linken Seite die Kuppe einer kleineren Blase, welche ganz seitlich von der Hauptblase gelegen ist. Auf dem folgenden Schnitt beginnt diese kleine Blase ein Lumen zu zeigen, während rechts die Platt'sche Blase in derselben Größe beharrt; auch die nächsten Schnitte ändern daran nichts. Allmählich verkleinert sich der Durchmesser der rechts gelegenen vorderen Blase, während sich die links gelegene kleinere vergrößert, so daß sie auf dem nächsten Schnitt schon ziemlich

gleiche Dimensionen zeigen; zwei Schnitte weiter hat die linke Blase bereits ein Ende, während die rechte noch ein deutliches Lumen zeigt, beide gehen aber als Zellhaufen noch durch mehrere Schnitte hindurch und begleiten als solche die unterste Partie der inneren, größeren Blase der Prämandibularhöhle, bis auch diese aufhört. Aber noch finden sich auf einigen weiteren, ventraler gelegenen Schnitten zwischen Ectoderm und Augenblase kleine Zellhäufchen, die sogar Spuren eines Lumens erkennen lassen, die offenbar noch zu dem Gesammtzellbereich der Prämandibularhöhle zu rechnen sind. Auch Embryo XXXI 11 zeigt Abweichungen von den bisher geschilderten Verhältnissen im Bereich der vorderen Blasen der Prämandibularhöhle, während die Zwischenplatte nichts Abweichendes aufweist. Zunächst findet sich auf der rechten Seite eine Scheidung der vorderen, ovalen Blase in eine Anzahl kleinerer, dorsal und frontal gelegener, doch so, dass die ovale Blase selbst die größere bleibt. Auch stellt sich auf beiden Seiten wiederum die kleine Blase ein, welche auf pag. 165 von Embryo XXXI 4 beschrieben ward. Rechts schließen sich diese Blasen dann zu einer soliden Masse zusammen, welche indess einen Fortsatz gegen die Augenblase hin aussendet, dann aber wieder ein neues, ziemlich beträchtliches Lumen gewinnt und so noch weit unter die Augenblase reicht, etwa bis zu dem Horizontalschnitt, welcher die Linse mitten durchschneidet. Links reicht die Zellmasse der Prämandibularmasse nicht so weit nach vorn und zeigt auch weniger complicirte Gestaltung.

Der in Querschnitte zerlegte Embryo XXXI 14 zeigt die Prämandibularhöhle in ihrer einfachsten Gestalt, wie der Embryo XXXI 1. Die Zwischenplatte geht quer durch den Kopf, mit nach beiden Seiten breiter werdendem Lumen, das sich in der Mitte durch das Andringen der Chorda wesentlich verschmälert, aber doch nicht verstreicht. Die vordere ovale Blase zeigt regelmäßigen Bau von oben bis unten, ohne den geringsten Versuch weiterer Gliederung oder Auflösung in kleinere Bläschen.

Ich habe alle diese Varianten so ausführlich beschrieben, da sie am besten erkennen lassen, wie wenig stabil die Zustände dieser Bildungen sind, und wie wenig aus den einzelnen zu lernen sei. Nur aus den Gesammtverhältnissen des Vorderkopfes lassen sich brauchbare Indicien über den morphologisch-phylogenetischen Werth dieser ausschließlich der Ontogenese zu verdankenden Thatsachen erschließen.

f. Heptanchus cinereus.

Bei einem *Heptanchus*-Embryo (XXV 41) von 7—8 mm Länge, der in Sagittalschnitte getheilt ist, ergiebt sich folgender Thatbestand.

Der erste Schnitt, welcher Elemente der Prämandibularhöhle trifft, sondert die äußere Wandung der auch hier sehr deutlich ausgebildeten PLATT'schen Blase ab, dieselbe ragt also seitlich weiter vor, als die eigentliche Prämandibularhöhle. Ähnlich fand es sich auch bei *Scymnus*. Bei *Heptanchus* braucht es dreier weiterer Schnitte von 7,5 μ, ehe auch die hintere Blase angeschnitten wird; wir werden weiter unten bei der Darstellung der Bildungen von *Torpedo* die Bedeutung dieser Feststellung erkennen lernen. Auf dem vorliegenden Embryo hat die hintere Blase eine fast runde Gestalt, und die PLATT'sche Blase schmiegt sich derselben an ihrer äußeren, vorderen Wandung so dicht an, dass sie diese Rundung mitmacht und desshalb stark gebogen resp. gekrümmt ist (Taf. 12 Fig. 15). Dadurch ist sie auf den ersten Blick von den ähnlichen Gebilden bei *Acanthias* und *Scymnus* unterschieden, denen sie sonst durchaus gleicht. Ihr oberes Stück ist breiter als das untere und hat ein geräumiges Lumen, das sich als schmälerer Spalt in das untere Stück fortsetzt. Das untere Ende läuft als solide Fortsetzung des Schlauches noch ein Stück weit unter die secundäre Augenblase vorwärts und nach innen zu, so dass es noch auf mehreren medialwärts folgenden Schnitten als kegelförmiger Fortsatz zwischen der größeren hinteren Blase und dem Augenstiel zu sehen ist und unter dem letzteren mit feiner Spitze aufhört.

Die größere hintere Blase, also die eigentliche Prämandibularhöhle, hat eine kegelförmige Gestalt auf dem Durchschnitt, da sie höher als von vorn nach hinten breit ist, mit abgerundeter vorderer und hinterer Wandung; sie wird allmählich oval, fast rund, je weiter die Schnitte gegen die Medianebene zu fallen, das Lumen verkleinert sich etwas, und an der dorsalen Peripherie der Wandung treten einige Zellmassen auf, gerade gegenüber der Hypophysisanlage, die auf diesem Stadium schon zu unterscheiden ist. Diese Zellwucherungen sind offenbar von Hause aus Elemente der Zwischenplatte und zeigen dasselbe lockere Gefüge, das wir schon auf pag. 162 von der Zwischenplatte bei *Scymnus* kennen lernten — auch steht mit ihnen das vordere umgebogene Chordaende in unmittelbarem Zusammenhange. Gerade in der Medianebene findet sich bei diesem Embryo auch eine kurze zellige Verbindung der unteren Wandung

der Zwischenplatte mit der ectodermalen Wandung der hinteren Hypophysiseinstülpung — offenbar der letzte Rest der eigentlichen Entodermwandung in der Prämandibularzellmasse. Wenn die Chorda wieder aus dem Gesichtsfelde geschwunden ist, also jenseits der Medianebene, verlängert sich die dorsale Wandung der Zwischenplatte wieder zu einer Art nach oben gerichteten Zapfens, der aber nur auf 3 Schnitten sichtbar bleibt. Danach vergrößert sich wiederum das Lumen der Zwischenplatte und führt in die Prämandibularhöhle der anderen Seite hinüber, welche zunächst gleichfalls noch einige lockere Zellen an der dorsalen Wandung aufweist, dann aber dieselbe kegelförmige Gestalt annimmt, wie ihr antimerischer Genosse, und darauf den langen spitzen Fortsatz der vorderen kleineren Blase zur Erscheinung bringt, dessen Lumen erst nach weiteren 4 Schnitten in die Blase selbst hineinführt, welche in derselben Krümmung wie die andersseitige der gerundeten Vorderwand der größeren hinteren Blase anliegt.

Embryo XXV 64 von gleicher Größe ist in Querschnitte zerlegt und offenbart genau dieselbe Formation, wie der eben geschilderte — vielleicht nur darin unterschieden, dass das Lumen der kleineren vorderen Blase tiefer hinabsteigt, das zugespitzte Ende also auch noch ein kleines Lumen aufweist. Die Chorda ist auch bei ihm mit der dorsalsten Stelle der Zwischenplatte verbunden, und daneben bestehen einige zapfenartige dorsal gerichtete Wucherungen dieser Wandung der Zwischenplatte — offenbar Reste der ursprünglich am meisten caudal gelegenen Myotomelemente der Prämandibularzellmasse.

Ein etwas größerer Embryo (XXV 69) von 9 mm Länge, horizontal geschnitten, zeigt die Zwischenplatte mit ihren verschiedenen Querbrücken in ähnlicher Verfassung wie der vorige und an die Verhältnisse von *Scymnus* erinnernd. Auch die nach der Basis des Zwischenhirns zu gerichteten Zapfen resp. Urwirbelreste sind sehr deutlich und zeigen ein nicht unbedeutendes Lumen, das mit dem der Zwischenplatte communicirt. Mit der ectodermalen Hypophysenkuppe besteht aber bei diesem Embryo kein Zusammenhang der Zwischenplatte. Ventralwärts liegende Schnitte zeigen die seitlichen Blasen der Prämandibularhöhle sehr groß; die Zwischenplatte ist auf diesen Schnitten nicht mehr zu sehen, wohl aber fängt seitlich von den großen Blasen die dorsale Kuppe der kleinen, vorderen Blasen an, welche hier mehr nach außen als nach vorn gelagert sind, und deren Wandungen mehrschichtig erscheinen, während die

Wandungen der großen Blasen nur an ihrer hinteren äußeren Ecke verdickt sind — der Anfang des späteren Muskelschlauchs des Obliquus inferior. Vor den kleinen Blasen liegt der durchschnittene Strang des Ophthalmicus profundus. Wenn die Horizontalschnitte die Augenblase treffen, so verringert sich das Lumen der kleinen Blasen und wird kaum unterscheidbar, während die Zellen ihrer Wandungen mit denen der großen Blasen fast zu verwachsen scheinen, wenigstens liegen sie einander dicht an. Wenn dann die Schnitte auch die Linse treffen, so sind von beiden Blasen nur ihre unteren Wandungen als ovale Zellmassen zu erkennen, die der kleineren äußeren reichen aber weiter ventralwärts, als die der größeren inneren, und bleiben auf den noch weiter ventralwärts liegenden Schnitten allein übrig; auch ihr Lumen bleibt bis zuletzt zwar ganz klein, aber doch wahrnehmbar.

Sehr ähnlich verhält sich ein Embryo von 10 mm, dessen Schilderung ich desshalb unterlasse.

Einige Veränderungen offenbart der sagittal geschnittene Embryo XXV 121 von 11 mm Länge. Die Veränderungen betreffen nicht die Zwischenplatte, welche wie bisher allerhand Querbrücken und wiederum die zwei dorsal gerichteten Zapfen aufweist, zwischen denen die Chordaspitze sich der dorsalen Wandung der Zwischenplatte anlöthet.

Dagegen machen die neueren kleineren Blasen den Eindruck, als verschmölze ihre der großen Blase anliegende Wandung mit derselben, und als verstriche das Lumen der kleineren Blase in ihrem mittleren Stück, so dass es aussieht, als sei hier die Wandung der größeren Blase etwas verdickt und habe das Zellmaterial der kleineren in sich aufgenommen. Dagegen bleiben Anfang und Ende der kleineren Blase noch selbständig und weisen ihr eignes Lumen auf. Die größere Blase ist sehr gewachsen und erscheint in gewissen Schnitten fast eben so groß wie die Mandibularhöhle.

Von weiterer Bedeutung in derselben Richtung sind die Schnitte des Embryos XXV 34 von 12 mm Länge, welche eben so wie die des vorhergehenden sagittal gerichtet sind. Verfolgt man sie von außen und innen, so gewinnt man zunächst den Eindruck, als fehle die äußere, vordere Blase, also die Platt'sche Kopfhöhle. Der Embryo 34 ist in Formol conservirt worden; es ist desshalb nicht unmöglich, dass diese Conservirung dazu beigetragen hat, die Conturen solcher nicht mehr scharf umschriebener Gebilde zu verwischen. Immerhin erkennt man auf einer Anzahl, etwa 3 oder 4, Schnitten eine

ovale, schräg gerichtete lockere Zellmasse, ehe der Schnitt mit Bestimmtheit die eigentliche Prämandibularhöhle trifft; es ist desshalb möglich, dass diese unbestimmte Zellmasse den Rest der früheren vorderen kleineren Blase vorstellt; andererseits ergaben die Befunde bei *Galeus*, dass derlei Varianten, die bis zum völligen Fehlen der PLATT'schen Kopfhöhle gehen können, vorkommen. Dann trifft man mit Bestimmtheit auf die äußere Wandung der eigentlichen Prämandibularhöhle, deren Gestalt der nächste Schnitt darlegt. Diese Gestalt weicht aber beträchtlich von derjenigen ab, die noch der vorige, nur um 1 mm kleinere Embryo aufwies. Bei ihm war die eigentliche Prämandibularhöhle eine rundliche Blase, vor und neben welcher die längliche schmale, lang gezogene vordere Blase lag, auf den äußeren Schnitten deutlich von der hinteren runden getrennt, auf den folgenden allmählich mit ihren Wandungen mit einander, wie es schien, verschmelzend. Auf dem Embryo 34 dagegen hat die eigentliche Prämandibularhöhle eine Gestalt, als seien beide Blasen mit einander verschmolzen, und die Wandungen, welche bei Embryo 121 noch deutlich die Trennung anzeigten, völlig resorbirt, so dass die äußere vordere Wandung der kleineren Blase zugleich die der größeren bilde, und nur ein gemeinsames Lumen bestände. Dem entsprechend ist die Gestalt dieses Lumens auch nicht einfach rund, sondern vorn schräg in die Länge gezogen — lebhaft an die Gestalt erinnernd, der wir bei der Prämandibularhöhle von *Torpedo* begegnen werden. Es entsteht somit eigentlich ein dreizipfliger Hohlraum, dessen hinterer der eigentlichen Prämandibularhöhle zu entsprechen scheint, während der obere nach dem G. ciliare gerichtete und der untere auf den Augenstiel zugehende eher als die beiden Enden der kleineren vorderen Blase erscheinen. Ob diese Deutung richtig ist, ob in der That eine Verschmelzung der beiden Blasen stattgefunden hat, wage ich indess nicht zu behaupten, besonders auch desshalb nicht, weil noch unter dem vorderen unteren Zipfel der großen Blase ein Rest einer Zellgruppe, von der Wandung der großen Blase deutlich geschieden, bemerkt wird, den ich nur für das untere Stück der vorderen Blase halten kann, an dem man sogar noch den letzten Rest eines Lumens als schmalen Spalt wahrnimmt. Immerhin ist es nicht unmöglich, dass der Haupttheil der vorderen Blase in den Verband der größeren hinteren aufgegangen, und nur die Spitze als selbständige Zellmasse übrig geblieben ist. Auf der anderen Seite desselben Embryos findet sich diese Spitze noch deutlicher erhalten auf den mehr gegen die Mittel-

ebene gelegenen Schnitten, und es macht dort allerdings den Eindruck, als sei der übrige Theil der kleineren vorderen Blase entweder völlig aufgelöst oder in die Wandung der größeren aufgenommen. Der hintere, untere Winkel der eigentlichen Prämandibularhöhle ist auf diesem Stadium schon nach unten ausgezogen und zeigt die Verdickung seiner Wandungen, wodurch die Bildung des Obliquus inferior eingeleitet wird. Die Prämandibularhöhle ist bei diesem Embryo und auf diesem Stadium größer als die Mandibularhöhle, was sonst selten der Fall ist. Auf der Medianebene sieht man noch die vordere, umgebogene Spitze der Chorda an die lockeren Zellen der wesentlich zusammengeschrumpften Zwischenplatte sich anfügen, aber beide Bildungen machen deutlich den Eindruck der beginnenden Auflösung, die Hand in Hand mit der Vertiefung der Hypophysiseinbuchtung geht, an welcher bei diesem Embryo keine Spur eines zelligen Stranges von der Zwischenplatte aus zu erkennen ist. Wohl aber sind noch die dorsal gerichteten Zapfen der Zwischenplatte, aber auch in Auflösung begriffen, zu erkennen.

Es folgt nun ein Embryo von 13 mm Länge, XXV 44, der in Querschnitte zerlegt ist. An ihm erhalten wir ziemlich deutlichen Aufschluss darüber, dass die Platt'sche Kopfhöhle einer Auflösung ihrer Gestalt unterzogen wird, ohne in den Verband der eigentlichen Prämandibularhöhle aufzugehen, wenigstens nicht bei diesem Embryo. Es lohnt der Mühe, den Thatbestand sorgfältig festzustellen. An einem Querschnitt, der die Augenblase beträchtlich unter der Mitte der Linse getroffen hat, findet man die dorsalste Kuppe der Prämandibularhöhle angeschnitten. Es folgen 7 Schnitte, von denen die letzten beiden die schon sehr in Rückbildung begriffenen dorsalen Theile der Zwischenplatte aufweisen und außen von der Prämandibularhöhle das Ganglion ciliare mit seiner Fortsetzung, dem Ophthalmicus profundus. Der nächste 8. Schnitt zeigt die Verbindung des Ganglions und des Ophthalmicus unterbrochen durch eine etwas dichtere Masse von Mesenchymzellen. Dies Bild setzt sich durch weitere 4 Schnitte fort, dann tritt innerhalb dieser dichteren Gruppe von Mesenchymzellen ein länglicher, von der Augenblase zum G. ciliare gerichteter schmaler Hohlraum auf, der auf dem nächsten Schnitt fester umwandet, auf dem dann folgenden noch sichtbar erscheint, danach aber wieder verschwindet. Die Prämandibularhöhle hat auf all diesen Querschnitten eine länglich dreieckige Gestalt mit kürzerer gerader Grundlinie und längeren Seiten, die zur Zwischenplatte verlaufen, resp. sie bilden. Der

vordere Winkel dieses Dreiecks schiebt sich immer weiter unter die allmählich zu Ende gehende Augenblase vor, an dem hinteren äußeren Winkel findet sich aber die jetzt wieder ohne Lumen bestehende Zellmasse. Auf wenigen Schnitten weiter ventralwärts sieht man diese Zellmasse längs der äußeren Wandung der Prämandibularhöhle entlang ziehen und bis vor den vordersten Winkel sich erstrecken, der jetzt etwas abgestumpft erscheint. Bei einem weiter ventralwärts fallenden Schnitt erkennt man in dieser außen von der äußeren Wandung der Haupthöhle liegenden doppelreihigen Zellmasse sogar noch die deutliche Spur eines längsverlaufenden Lumens, das aber eben nur als schmaler Trennungsspalt zwischen den beiden Wandungen erkannt wird. Der nächste Schnitt zeigt, wie diese beiden Wandungen in einander übergehen, und wie ihre vorderste Spitze auch mit dem vordersten Winkel resp. seinen Wandungen der Haupthöhle verwächst. Auf beiden Seiten des Embryos sind die Verhältnisse die gleichen.

Ein offenbar ähnliches Verhältnis bietet der horizontal geschnittene Embryo XXV 126 dar, nur bestehen einige nicht uninteressante Abweichungen. Die Zwischenplatte besteht noch unverändert, die Form der von ihr nach beiden Seiten sich erstreckenden Prämandibularhöhle ist aber eine unregelmäßige, offenbar durch künstliche, der Conservirung angehörige Einflüsse. Außen von der seitlichen Wandung derselben, dicht hinter dem G. ciliare trifft man aber auf drei Schnitten wiederum einen Haufen dichteren Mesodermgewebes, innerhalb welches erst beim 4. Schnitt ein kleiner Hohlraum auftritt, der nun durch vier weitere Schnitte sich fortsetzt. Dabei sind die Wandungen, die ihn umgeben, mehrschichtig, aber nicht regelmäßig gelagert, sondern je weiter nach außen, um so lockerer. Dann wird das Lumen unregelmäßig, die Wandungen auch, verschwinden sogar auf einigen Schnitten bald auf der inneren, bald auf der äußeren Seite, schließlich aber tritt das Lumen in geschlossener Wandung wieder auf einigen Schnitten auf, so dass man deutlich erkennt, dass ein Rückbildungsprocess an dem ganzen Gebilde eingesetzt hat.

Ähnlich verläuft der Thatbestand auf einer Serie von Sagittalschnitten des Embryos XXV 79: außen von der Prämandibularhöhle liegt eine Menge Zellen, hier und da erkennt man die Reste eines früheren Hohlraums, aber das Ganze macht den Eindruck der vor sich gehenden Auflösung.

An späteren Stadien von *Heptanchus* habe ich von dieser

»anterior head cavity« nichts mehr wahrgenommen, sie scheint also auch hier, wie nach HOFFMANN bei *Acanthias*, spurlos sich aufzulösen.

g. *Galeus canis.*

Das Prototyp der PLATT'schen »anterior head cavity« fand sich, wie schon hervorgehoben, bei *Galeus canis* und ward beschrieben und abgebildet von VAN WIJHE in seiner bekannten Schrift »Über die Mesodermsegmente etc. des Selachierkopfes« lange, ehe Miss PLATT und fast gleichzeitig mit ihr HOFFMANN dieselbe Bildung von *Acanthias* entdeckten. Wie ich schon oben hervorhob, besitze ich eines der Originalexemplare, auf welche die Angaben VAN WIJHE's basirt sind, kann also bestätigen, dass er den Thatbestand auf pag. 13 ff. seines Werkes richtig dargestellt hat. Da VAN WIJHE aber nur dies eine Stadium zu seiner Verfügung gehabt hat, so konnte er nicht über die Bedeutung dieser Bildung klar werden, bezweifelt auch, dass sie in späteren Stadien spurlos zu Grunde gehe — was doch nach den Angaben HOFFMANN's und Miss PLATT's bei der homologen Bildung von *Acanthias* der Fall sein soll.

Ich bin nun in der Lage, auch für *Galeus canis* selbst weitere Beiträge zur Kenntnis dieser anfänglich so auffallenden Bildung beschaffen zu können, wodurch dieselbe ihres auffallenden Charakters einigermaßen entkleidet wird. Embryo XXVI 2 von 8 mm Länge, also ungefähr so groß, wie die VAN WIJHE'schen Exemplare, zeigt von dieser »anterior head cavity« auf dem einen Antimer keine Spur, auf dem andern nur ein Divertikel, wie wir sie bei *Scyllium* und *Pristiurus* in Menge kennen gelernt haben, und von diesem auf der äußeren Seite der Gesammtwandung der Prämandibularhöhle ausgehend eine Anzahl lockerer Zellen, welche offenbar den letzten Ausdruck jener PLATT'schen Kopfhöhle bilden. Ob nun anzunehmen sei, dass bei diesem Embryo in jüngeren Stadien eine deutlich abgetrennte besondere Kopfhöhle außen und vor der prämandibularen bestanden habe und in dem vorliegenden Stadium bereits aufgelöst worden sei, oder ob es niemals zur vorgängigen Bildung einer solchen Höhle gekommen, vielmehr gleich von Anfang an die lose Ordnung der Zellen sich an die Wandung der Prämandibularhöhle angeschlossen habe, ist wohl im Hinblick auf die vielen bei *Scyllium* und *Pristiurus* zur Beobachtung gelangten Fälle zu Gunsten der letzteren

Alternative zu beantworten. Darauf deutet auch der Befund bei dem 9,25 mm langen, in Querschnitte zerlegten Embryo XXVI 22, denn an der Außenseite der rechten Prämandibularhöhle findet sich ein deutlich isolirtes Divertikel, das sich ventral-frontalwärts als eine lumenlose Zellmasse fortsetzt, die indessen nur bis zur Hälfte der gegen die Augenblase sich fortsetzenden Prämandibularhöhle unterschieden werden kann, dann aber aufhört, während auf dem anderen Antimere nichts davon zu finden ist.

Ein in Horizontalschnitte zerlegter Embryo (XXVI 6) von 10 mm Länge zeigt einen vermittelnden Befund, insofern beide Prämandibularhöhlen an ihrer äußeren, vorderen Circumferenz oben je ein Divertikel aufweisen, das sich in eine etwas weniger lockere Zellmasse fortsetzt, innerhalb welcher an verschiedenen Stellen von Neuem kleine Hohlräume auftreten, welche sogar an zwei Stellen mit dem Hohlraume der Prämandibularhöhle selbst in Communication treten. Diese Bildungen reichen aber nur bis zur halben Länge der Prämandibularhöhle hinab.

Von alledem zeigt der gleich große Embryo XXVI 8, der in Sagittalschnitte zerlegt ist, absolut nichts — seine Prämandibularhöhlen sind so durchaus einfach, wie nur irgendwo eine zu finden ist. Keine Spur einer PLATT'schen Kopfhöhle mit eignen dicken Wandungen, keine Spur von Divertikeln oder von aufgelösten Zellmassen an der Außenseite — auch die Zwischenplatte besteht nur in einer einfachen ausgehöhlten Querbrücke von einer Seite zur andern, die noch dazu auf beiden Seiten vor der Medianlinie in Auflösung tritt, so dass die Chordaspitze kaum noch mit einem sichtbaren Theil der Zwischenplatte in Zusammenhang steht.

Dass aber dieses Verschwinden aller Reste der PLATT'schen Kopfhöhle nicht auf einem frühen Zugrundegehen bei Embryonen von 10 mm Größe beruht, beweist der Embryo XXVI 11, welcher beinah 14 mm lang ist und noch deutliche Spuren der seitlichen Divertikel erkennen lässt.

So finden wir also bei *Galeus canis* wiederum den Beweis, dass die sog. Anterior head cavity keinen dauernden Bildungen zugehört.

h. *Mustelus laevis*.

Von *Mustelus laevis* besitze ich keine Querschnittserien durch so junge Stadien, wie bei *Acanthias*, *Scyllium* und *Pristiurus*, und

muss mich desshalb darauf beschränken, über Sagittalschnitte zu berichten.

Ein Embryo von 1,3 mm Länge (XXVIII 626) zeigt auf der hinteren Körperhälfte 5 freie Somite; die vorderen sind noch ungesondert; die Elemente der Mandibularhöhle lassen noch keine Andeutung einer gemeinsamen Höhle erkennen, liegen auf der proximalen Seite der Chorda noch dicht an. Letztere steht auf der ganzen Länge noch in Zusammenhang mit der Entodermwand, auf dem vorderen Abschnitt ist sie noch nicht vom Entoderm differenzirt. Der Darm geht mit seinem Lumen bis dicht an das vorderste Körperende; da das Lumen auf den späteren Stadien bis hinter die Infundibulargegend zurückgeht, die Prämandibularmasse aber bis an den Neuroporus ausgedehnt bleibt, so ist entweder ein nachträgliches Anwachsen der Prämandibularmasse oder ein allmähliches Obliteriren des Lumens anzunehmen resp. beides in umgekehrtem Verhältnis. Wir werden auch hier bei *Mustelus* sehen, wie alle Anzeichen dafür sprechen, dass der sog. präorale Darmabschnitt einstmals eine andere Bedeutung besaß, als ihm jetzt zukommt, wo er schließlich nichts thut, als allmählich zu Grunde zu gehen.

Factisch sehen wir bei dem Embryo XXVIII 622, der 2,5 mm misst und ein völlig geschlossenes Medullarrohr, aber eine erst eben beginnende Hirn- und noch gar keine Kopfbeuge aufweist, dass das Lumen des Darmes sich bis hinter das Infundibulum zurückgezogen hat, vor dem Lumen aber die Ausdehnung der Prämandibularzellmasse bis dicht an den Neuroporus sich erstreckt. Mag also das Gesammtwachsthum des Embryos auch dem vordersten Körperende und dabei auch dem Vorderende des Entoderms zu Gute gekommen sein: das Darmlumen hat nicht nur nicht an diesem Wachsthum Theil genommen, sondern hat sich relativ und absolut verkleinert resp. verkürzt.

Ein Embryo von 3 mm Länge XXVIII 624 zeigt nun schon die Complicationen, welche durch das Vordringen der Mesectodermzellmassen verursacht werden. Leider sind die Schnitte nicht ganz gelungen und lassen es nicht unzweifelhaft, ob die Mesectodermzellen schon bis an die Spitze der seitlichen Theile der Prämandibularzellmassen vorgedrungen sind: keinenfalls aber lässt sich bei diesem Embryo übersehen, dass bereits eine Verdrängung der vorderen Partie der Prämandibularzellen stattgefunden hat, denn in der Mittelebene und in den ihr nächstgelegenen Schnitten findet man zwischen vorderer Hirnwand und Ectoderm keinerlei Zellen mehr, während

von beiden Seiten allerdings die Zellen der Prämandibularzellmasse, aus denen die PLATT'schen Kopfhöhlen hätten hervorgehen sollen, vorhanden sind und bis unter die Augenblase vordringen. Auf der einen Seite geschieht dies in stärkerer Weise als auf der anderen, so dass die Spitze der PLATT'schen Kopfhöhle beinahe bis auf die Medianebene vordringt und daselbst einen linsenförmigen Hohlraum zwischen Medullarwand und Ectoderm bildet. Ob sich unter den wenigen Zellen, welche sich in diesem Hohlraum vorfinden, nur solche entodermatischer Herkunft und nicht auch schon Mesectodermzellen vorfinden, vermag ich nicht zu entscheiden; die Frage ist um so wichtiger, als wir diesen Überrest von Zellen fast bei allen Selachier-Embryonen nachweisen können und sogar bei vielen den linsenförmigen Hohlraum vorfinden, ohne dass Zellen in demselben enthalten sind. Schwerlich handelt es sich also dabei um einen zufälligen oder gleichgültigen Zustand. Weiter unten, bei Darstellung der einschlägigen Verhältnisse von *Torpedo ocellata*, werde ich Gelegenheit haben, auf diese Frage nochmals zurückzukommen und sie mit dem von CHIARUGI beschriebenen pro-hypophysenartigen Organ in Zusammenhang zu bringen, hier will ich aber noch weiteres thatsächliches Material beibringen durch Beschreibung des Embryos XXVIII 617, der 5 mm lang ist. Bei diesem Embryo findet sich nämlich in der Medianebene zwischen der Wandung des Vorderhirns und dem Ectoderm wiederum der eben erwähnte linsenförmige Hohlraum; jederseits erstreckt er sich auf 5—6 weitere Schnitte, wird dabei aber immer kleiner und verstreicht dann völlig. Auf all diesen 12—13 Schnitten finden sich lockere Zellen in diesem Hohlraum, und zwar scheinen es hauptsächlich entodermatische Zellen zu sein, da sie noch dotterhaltig sind, was bei den mesectodermatischen Zellen nicht der Fall ist, wie man sich leicht überzeugen kann, wenn man die letzteren in der Umgebung der späteren Muskelschläuche des Mandibular- und Hyoidbogens in Vergleichung zieht. Jedenfalls, sollten auch mesectodermatische Zellen sich schon in dem linsenförmigen Hohlraum finden, sind sie nicht ausschließlich vorhanden. Fasst man aber auf einzelnen Schnitten in der Nähe der Medianebene diejenige Strecke dieser Gegend scharf ins Auge, welche zwischen der eigentlichen Prämandibularmasse hinter der Infundibulargegend und diesem linsenförmigen Hohlraum verläuft, so sieht man hier und da einzelne Kerne zwischen den anscheinend dicht an einander gepressten Zelllamellen des Vorderhirns und des Ectoderms, ja man kann sich fast davon überzeugen, dass solche

Kerne in die Ectodermwandung hineingepresst worden seien. Es kann sich dabei wohl nur um die ursprünglichen Entodermzellen des präoralen Darmes handeln, welche sich, statt sich aufzulösen oder im Begriff absorbirt zu werden, zwischen die inneren Spatien der die Ectodermwandung bildenden Zellen eindrängen. Wenn aber ein solches Zusammenpressen auf der Strecke zwischen dem linsenförmigen Hohlraum und der Hypophysengegend stattfinden kann, so erscheint es auffallend, dass der linsenförmige Hohlraum sich bilden konnte, so beharrlich bestehen bleibt und sich bei so vielen Exemplaren und Arten wiederfindet. Wie gesagt, bei *Torpedo ocellata* werden wir dieselben Erscheinungen antreffen und dann auch eine Deutung besprechen, welche CHIARUGI vor einigen Jahren für dieselben aufgestellt hat.

Was nun die weitere Differenzirung der Prämandibularzellmasse anlangt, so bieten sich auch bei *Mustelus laevis* ähnliche Zustände dar wie bei *Pristiurus* und *Scyllium*, d. h. man erkennt, dass die PLATT'sche Kopfhöhle ursprünglich gleichfalls bestanden haben muss, dass aber ihre zelligen Elemente sich noch rascher auflösen, resp. gar nicht mehr zu irgend welcher Gesammtgestaltung gelangen, als bei den beiden anderen Gattungen.

Bei dem Embryo XXVIII 619 erkennt man noch auf der einen Seite den Ansatz zu einer dorsal von der eigentlichen Prämandibularhöhle gelegenen kleineren Blase — offenbar der letzten Spur der PLATT'schen Höhle; auf der anderen Seite sieht man nichts davon. Der Embryo ist 3 mm lang — es könnte also sein, dass diese Blase sich auch noch auf der anderen Seite formte. Auch bei dem vorher erwähnten Embryo 617 (5 mm) ist diese Blase noch in ihrem letzten Stadium zu erkennen; sie steht sogar in Contact mit der vorderen Wand der Mandibularhöhle. Bei dem Embryo 620 von 4 mm ist sie als oberer Anhang an die Prämandibularhöhle wieder zu erkennen. Bei Embryo 602 von 8,5 mm sieht man sogar, dass an der Vorderseite der eigentlichen Prämandibularhöhle, welche dorsal noch die kleinere Blase als Anhang zeigt, eine Zellmasse gelagert ist, deren Spitze gegen den Augenstiel gerichtet ist, also durchaus der PLATT'schen Kopfhöhle entspricht. Alles dies beweist, dass auch für *Mustelus laevis* die Verhältnisse der Mesodermbildung am vordersten Theil des Kopfes genau so liegen, wie für *Pristiurus* und *Scyllium*, und dass die PLATT'sche Kopfhöhle kein Ausnahmebesitz von *Acanthias* oder anderen Selachiern sei.

i. *Torpedo ocellata.*

Über die Entstehung und Entwicklung des axialen oder gastralen Mesoderms bei *Torpedo ocellata* haben die gleichzeitigen Arbeiten von Rückert[1] und Swaen[2] Aufklärung gebracht. In vielem Betrachte stimmen beide Autoren überein; was uns hier aber besonders interessirt, sind die Thatsachen der Entwicklung der vordersten Theile, d. h. des späteren Kopftheils des Mesoderms unter dem Gesichtspunkte ihrer morphologischen Reduzirbarkeit auf die bekannten Theile des Rumpfmesoderms, d. h. der Urwirbel und Seitenplatten. Auf diese Fragen gehen beide Autoren nicht oder nur wenig ein; wohl aber bringen sie wichtige Angaben über die erste Entstehung des gastralen Mesoderms. Rückert zumal macht sehr interessante Angaben über die erste Entstehung des Mesoblasts durch Prolification der dicht neben den bereits differenzirten Zellen des Chordaentoblastes gelegenen Zellen des Entoderms und erwähnt als befremdend, dass bei diesem Prolificationsprocess, dessen Producte in den Hohlraum zwischen Ecto- und Entoderm austreten, die eigentlich proliferirende Schicht zum Theil zu Grunde ginge (l. c. pag. 4 ff.). Er vergleicht diese Entwicklungsweise des *Torpedo*-Mesoderms mit der bekannten Divertikelbildung des Entoderms bei *Amphioxus,* Ascidien und den Amphibien, betont aber, dass bei diesen ein deutlicher Hohlraum in dem Darmdivertikel bestände, der nachträglich, bei Abschnürung der Mesodermwandungen vom Entoderm zur Cölomhöhle werde, was sich bei *Torpedo* nicht zutrüge, wo vielmehr »die Mesoblastanlage, im Allgemeinen wenigstens, anfänglich solid sei und die Leibeshöhle erst nachträglich aufträte«. Meine eigenen Beobachtungen an Embryonen von *T. ocellata* lassen mich besonderen Nachdruck auf die von Rückert gebrauchte Parenthese »im Allgemeinen« legen, denn ich besitze Präparate, an denen der von Rückert beschriebene Process so modificirt erscheint. dass er eine Parallelisirung mit der Divertikelbildung bei *Amphioxus* etc. noch näher legt, als Rückert annahm. Bei einem Embryo von ca. 0,8 mm Länge XL 929 (Taf. 14 Fig. 17—19 trifft man mehrfach auf Schnitte, welche die Mesodermwucherung wie eine Tasche darstellen, deren locker gefügte Wandungen mit nach innen vorspringenden, gleich-

[1] Über die Anlage des mittleren Keimblattes etc. bei *Torpedo.* in: Anat. Anz. 2. Jahrg. 1887 pag. 97—112.

[2] Etudes sur le développement de la *Torpille.* in: Arch. Biol. Tome 7 1887 pag. 537—585.

falls gelockerten Zellverbänden mit dem Entoderm so verbunden sind, dass ein directer Übergang der Urdarmhöhle in die Hohlräume der Mesodermwucherungen sich mehrfach beobachten lässt. Um so deutlicher tritt dabei hervor, wie recht RÜCKERT hat, wenn er (pag. 5) hervorhebt: »Der im Bereiche des Defectes (scilicet des Entoderms) gelegene Rest des Entoblasts, der sich schon jetzt durch die Cylinderform seiner Zellen auszeichnet, wird, wie sich leicht verfolgen lässt, weiterhin zur parietalen Wandung des Urwirbels, der Raum der späteren Urwirbelhöhle ist also im vorliegenden Stadium gegen die Urdarmhöhle eröffnet, stellt mithin ein Divertikel der letzteren dar, das wir sonach ohne Weiteres mit dem Cölomsack homologisiren dürfen.« Diese Homologisirung gewinnt wesentlich an Sicherheit durch die eben erwähnten, von mir beobachteten directen Übergänge der Urdarmhöhle in die Höhlungen der Mesodermmassen. Andererseits gewinnt aber auch meine bei der Beschreibung der Bildung des Vorderkopfmesoderms von *Acanthias* betonte Deutung der Seitentheile der Prämandibularzellmassen als Homologa der Urwirbel wesentlich an Zuverlässigkeit durch die auch von RÜCKERT, eben so wie von mir, beobachtete Umwandlung der zwischen Mesodermwulst und Chordaentoblast gelegenen Zellstrecke zur Lamelle der Urwirbel, aus der bekanntlich die Muskelfasern der Myotome hervorgehen, und es wird dadurch noch wahrscheinlicher, dass in der That die mediane Verbindung der beiderseitigen Prämandibularhöhlenwandungen, die Zwischenplatte, morphologisch einem oder zweien Urwirbeln entspricht, deren Seitentheile in den M. obliqui superiores, d. h. Theilstücken der Mandibularhöhle, zu suchen sind. Durch all diese Betrachtungen und Folgerungen erlangen die Entwicklungsvorgänge des Kopfmesoderms bei *Torpedo* eine Bedeutung, welche eine genauere Darstellung derselben um so wünschenswerther erscheinen lassen, als sie in manchen Beziehungen von den bei den Squaliden beobachteten Verhältnissen abweichen.

Ich gehe eben so wie bei der Darstellung der Verhältnisse von *Acanthias* auch bei *T. ocellata* von Querschnittserien aus und beginne mit dem bereits citirten Embryo von 0,8 mm Länge, XL 929. Um genau festzustellen, dass wirklich die Nachbarzellen der Chordaplatte oder des Chordaentoblastes die Ursprungsstätte der späteren Muskellamelle der Urwirbel bilden, eben so wie sie bei der Umwandlung der Prämandibularmasse zur Zwischenplatte werden, muss man von einem Querschnitt des Embryonalkörpers ausgehen, welcher der späteren Occipitalgegend entspricht. Einen solchen Querschnitt

zeigt Taf. 14 Fig. 19. Man sieht auf demselben die beträchtlich breite Chordaplatte, an deren äußere untere Zellen das Darmepithel sich bereits angeschlossen hat, während die Mesodermwülste schon die Verbindung sowohl mit dem letzteren als auch mit der Chordaplatte gelöst haben. Nur eine Einschnürung an der Berührungsstelle deutet noch an, dass Darmepithel und Chordaplatte nicht in ungebrochener Continuität bestanden haben. Die Mesodermmassen zeigen ihre compacteste Bildung dicht neben der Chordaplatte, wo man bereits den Anfang zur concentrischen Lagerung der den späteren Urwirbel zusammensetzenden Zellen beobachten kann. Es lässt sich aus diesem Schnitt nicht entnehmen, ob die unteren Zellen dieser Urwirbelanlage aus der Mesodermlamelle herstammen, welche von Hause aus mit dem Darmepithel zusammenhing, oder ob sie durch den Umschlag der proximalen unteren Zellen der oberen Lamelle, d. h. also aus der mit der Chordaplatte ursprünglich zusammenhängenden Partie gebildet werden, was nicht unmöglich wäre.

Verfolgt man von diesem Schnitt die kopfwärts gelegenen Schnitte, so gelangt man schon nach zehn weiteren Schnitten zu einem Bilde, wie es auf Taf. 14 Fig. 18 dargestellt ist. Man erkennt auf demselben, dass die Mesodermmasse noch in Contact mit der Chordaplatte steht, und kann mit hinreichender Deutlichkeit feststellen, dass in der That die Zellen, welche diesen Zusammenhang bilden, genau denjenigen Zellen entsprechen, welche in dem vorher beschriebenen Schnitt die innere Lamelle des zukünftigen Urwirbels bilden. Während diese schon fast dorso-ventral gerichtet sind, zeigt Fig. 18 noch eine schräg aufsteigende Richtung der Zellen, deren unterste noch mit dem Entoderm resp. der Chordaplatte in Zusammenhang steht. Auf diesem und den vorhergehenden Schnitten ist die Lücke zwischen Darmepithel und Chordaentoblast so beträchtlich, dass sie fast wie ein Kunstproduct erscheint — aber die Abrundung der Ecken beider Bildungen beweist, dass es sich um eine natürliche Vertiefung handelt, welche durch die ausstülpungsartige Wucherung des Mesoderms hervorgebracht ward; ja wenige Schnitte weiter kopfwärts (Taf. 14 Fig. 17) ist ein deutlicher Canal zwischen beiden Ecken zu erkennen, welcher in Hohlräume des Mesoderms führt. Auf diesem Schnitt beginnt die Partie, welche die Verbindung des Mesoderms mit der Chordaplatte bildet, sich schon horizontaler gestellt zu zeigen, ja hier und da auch als dichtere Ansammlung von Zellen neben der Chordaplatte die Auffassung zu

unterstützen, als wenn sie allein den Urwirbelzellen den Ursprung gäbe. Dann folgen wieder mehrere Schnitte, auf denen keine Spur einer Continuitätstrennung zwischen Darmepithel und Chordaplatte zu bestehen scheint; zieht man aber die Richtung und Lage der Kerne der betreffenden Partien in Betracht, so kann man einen Unterschied gerade an der Stelle nachweisen, von wo die Wucherung des Mesoderms ausgegangen sein muss, aus welchem Unterschiede sich entnehmen lässt, dass auch ohne unmittelbare Unterbrechung dennoch die Mesodermbildung in derselben Weise erfolgt sei, wie bei den bisher beschriebenen Partien — was ja auch bei den meisten Squaliden und, wie wir sehen werden, bei anderen Exemplaren von *Torpedo ocellata* und *T. marmorata* geschieht. Auch der Chordaentoblast wird niedriger, je weiter oralwärts die Schnitte gelegen sind, so dass allmählich die Seitentheile, d. h. jene Zellreihe, aus welcher die muskelbildenden Elemente der Urwirbel hervorgehen, und der eigentliche Chordaentoblast als eine zusammenhängende breite Platte erscheinen, die aus einer einzigen Zellschicht besteht. Es lässt sich also mit ziemlicher Bündigkeit nachweisen, dass diejenigen Bezirke des embryonalen Entoderms, aus denen die Urwirbel sich aufbauen, auch den vordersten Abschnitten der späteren Prämandibularzellmassen nicht fehlen, so dass der Schluss, dass auch hier Urwirbel einstmals bestanden haben könnten, nicht abzuweisen ist, das Problem vielmehr zu der Frage sich umgestaltet, ob die betreffenden Zellen einmal actuell Urwirbel erzeugt, oder ob die Urwirbel eine spätere Differenzirung ursprünglich gleichartiger Verhältnisse geworden, die sich am Vorderkopf erhalten haben. Wer freilich die vordersten 10—50 Schnitte dieses Embryos mustert, wird es anfänglich schwer finden, diese feinen Unterschiede in der Lagerung der Zellen zu erkennen; aber wenn das Auge durch die Betrachtung der übrigen Schnitte geübt ist, wird man auch in der anscheinend ganz gleichmäßigen Anordnung der Zellen des vordersten Theils hier und da die Disposition zu den weiter rückwärts sich schon realisirenden Anlagen erkennen.

Ein etwas älterer Embryo von 1,1 mm Länge, XL 928, zeigt, dass die blinde Entodermkuppe sich schon etwas verlängert, resp. das Lumen des Entoderms sich von der Spitze schon etwas zurückgezogen hat. Die dorsale Zellmasse auf diesem soliden Vordertheil lässt aber erkennen, dass sowohl die Chordaplatte wie die seitlichen Urwirbelplatten vorhanden sind, auch bereits eine vorderste Entwicklung von Mesodermzellen stattgefunden hat. Freilich kann

man auf diesen vordersten Schnitten nicht constatiren, ob eine Continuitätstrennung der Entodermwandung Platz gegriffen habe an dem Ausgangspunkte der Mesodermwucherung, vielmehr sieht es aus, als seien die Mesodermzellen Abkömmlinge der Entodermzellen, neben denen sie gelagert sind. Erst wenn das Entodermlumen aufgetreten ist, erkennt man dieselbe Lagerung der Zellen und ihrer Kerne, wie sie vom vorigen Embryo beschrieben ward, und darf wohl annehmen, daß sie auch an den voraufgehenden Schnitten ähnliche Beziehungen enthalte. Dabei ist es bemerkenswerth, dass das Darmepithel von beiden Seiten bereits unterhalb der Chordaplatte zusammentrifft, die Spalte der Continuitätstrennung also fast horizontal unter der Chordaplatte gelegen ist, während auf den weiter caudalwärts folgenden Schnitten diese Spalten schräg stehen, und das Darmepithel noch von der Chordaplatte getrennt besteht, so dass am vordersten Theil des Kopfes das Darmrohr als solches geschlossen ist, während es im Hinterkopf und Rumpfe noch offen und nur durch die Chordaplatte gegen die Medullarplatte begrenzt wird. Leider ist es ganz unmöglich, zu unterscheiden, welche Schnitte dieses Embryos welchen späteren Körpertheilen entsprechen; das ist darum zu bedauern, weil es Unterschiede in den einzelnen Regionen schon jetzt giebt, die sich gerade auf die Bildung der Chordaplatte, der neben ihr liegenden Urwirbelplatten und auch der Mesodermwucherungen beziehen. Besonders die Urwirbelplatten sind auf den Schnitten 30—50 (die Schnitte betragen 5 μ!) weniger ausgeprägt als auf den Schnitten zwischen Nr. 20—30 und eben so nach dem 50. Schnitte. Es wäre interessant, feststellen zu können, ob dies die spätere Mandibularhöhlengegend sei, oder ob sie noch zu der Prämandibularzellmasse gerechnet werden könnte.

Bei einem anderen, wenig älteren Embryo XL 923 findet sich keine Spur eines Zusammenhangs der Urdarmhöhle mit irgend welchen Hohlräumen der Mesodermmassen; wohl aber ist an verschiedenen Stellen des Körpers, sowohl im späteren eigentlichen Rumpf, als auch im Bereich des Kopfes der Zusammenhang zwischen der eigentlichen Darmwand und der Chordaplatte unterbrochen: diese Unterbrechungen gleichen denjenigen, welche Swaen l. c. Taf. 15 Fig. 12 u. 15 abbildet. Am Vorderkopfe sind sie nicht zu finden, vielmehr sieht man eine dünne Verbindungslamelle der Darmwand sich unter der Chorda- und Urwirbelplatte von einer Seite zur anderen erstrecken. Auch an diesem Embryo kann man sehr gut constatiren, dass die Zellen, welche den eigentlichen Urwirbel herstellen,

aus den der Chordaplatte nächstgelegenen Zellen hervorgehen, und kann Anhaltspunkte dafür gewinnen, dass aus diesen Zellen auch die unteren, ventral gelegenen Zellen des Urwirbels hervorgehen, so dass die Wandung der Mesodermwülste, welche von der Darmwand her sich bildet, nicht an der Bildung des Urwirbels sensu strictiori Antheil zu nehmen, vielmehr in die Bildung der visceralen Cölomwandung aufzugehen scheint.

An verschiedenen 1,2—1,4 mm messenden Embryonen kann man mancherlei Varianten in der Bildung der vorderen Mesoderm- und Chordaanlagen gewahren. Bei XI 921 sieht man die Chordaanlage fast ganz in die Wandung des Vorderdarms aufgenommen und ihren Zusammenhang mit den Mesodermwülsten auf je drei bis vier, weit aus einander gerückte Zellen reducirt, welche gleichfalls beinahe in die dorsale Darmwand eingefügt erscheinen; an mehreren anderen Stellen ist die Chordaanlage scharf wie durch einen Schnitt von der Darmwand getrennt, gleich darauf aber gehen beider Zellen wieder so in einander über, dass man keine Spur einer Trennung erkennen kann.

Der Embryo XI 927 seinerseits lässt wesentlich andere Verhältnisse erkennen. Es ist an demselben nicht nur eine dorsale Trennung der Darmwand zu beobachten, wie wir sie unter der Chordaanlage im Vorderkopf zu finden erwarten durften, sondern die Chordaanlage selbst ist in zwei gleiche Hälften geschieden, so dass es erscheint, als sei die Chorda überhaupt nicht angelegt, vielmehr nur eine sehr viel stärkere Ausbildung der Urwirbelanlage auch am Vorderkopf vorhanden. Je weiter caudalwärts aber die Schnitte fallen, um so mehr sieht man die Zellen der anscheinend nur die Urwirbelanlage bildenden Abschnitte sich theilen, die innere Partie sich von der äußeren absetzen und zu je zwei kleineren dorsalen Vorwölbungen sich umgestalten, die sich separat in die darüber liegende Medullarplatte hineindrängen, schließlich aber weiter caudalwärts zusammenfließen, eine größere Vorwölbung bilden und dann eben als die Chordaanlage sich zu erkennen geben, unter der die beiderseitigen Darmwandungen sich vereinigen.

An einem Embryo von 2 mm Länge, XI 933, den ich, weil er bereits eine Hirnbeuge besitzt, in Keilschnitte zerlegen ließ, findet man das Vorderende der Chordaanlage in recht unregelmäßiger Weise geformt resp. auch gelagert. Innerhalb der vordersten Zellmasse, aus welcher die Prämandibularhöhlen hervorgehen, ist die Chordaanlage nicht mehr als separate Bildung zu unterscheiden, wie das

ja auch bei anderen Embryonen nicht gelingt; die ganze Zellmasse schließt promiscue Chorda- und Urwirbelanlage in sich ein; caudalwärts freilich erkennt man in dieser Zellmasse eine mediane Vorragung einiger Zellen, welche wohl den letzten Rest einer Chordaanlage bilden; neben ihnen lagern einige Zellen, welche die Urwirbelanlage darstellen; darunter die blinde, aber ausgedehnte Darmkuppe und auf den Seiten die »Flügel«, aus denen vorn sowohl die eigentlichen Prämandibularhöhlen sich aufbauen, wie sie auch auf der äußersten Seite die Zellelemente enthalten, welche bei Squaliden zur PLATT'schen Kopfhöhle sich ausgestalten, die aber bei *Torpedo* nicht mehr als separates Gebilde eine Sonderformation der ersten Entwicklungsstadien bildet. Nach hinten gehen diese »Flügel« der Prämandibularmasse unmittelbar in die Seitentheile der Mandibularhöhle über, anfänglich ohne irgend welche Unterbrechung, welche erst in den folgenden Stadien sich einstellt, um Mandibular- und Prämandibularhöhlen zu sondern. Das Wesentliche, was man an diesem Embryo beobachten kann, ist wiederum die Abnahme der Urwirbelpartie an den Abschnitten des Mesoderms, welche später gerade die Trennung zwischen Mandibular- und Prämandibularhöhle bilden: vielleicht sind an dieser Stelle, welche also der späteren Sattellehne entspricht, die Urwirbel ausgefallen und werden schon im Embryo nicht mehr deutlich angelegt, was sehr begreiflich wäre, da sich später gerade an dieser Stelle die allerfesteste Knorpelbasis des Schädels herstellt, und desshalb jede Muskulatur zwecklos erscheinen lässt. Wir werden später erkennen, dass dieser Ausfall resp. Verminderung der Urwirbelmuskulatur auch den Ausfall resp. die Lücken der vorderen Spinalnerven zur Folge zu haben scheint, welcher zwischen Abducens und Oculomotorius besteht. Ich will hier nur kurz auf diesen Umstand hinweisen, um dadurch die principielle Bedeutung der Reductionsvorgänge hervorzuheben, die sich hier zutragen, und die es nöthig machen, die Einzelheiten der Mesodermbildung schon in diesen frühesten Stadien genau zu verfolgen und kennen zu lernen.

Auf den weiteren Schnitten ist die Chordaanlage excentrisch zu finden und in ihrer cellulären Bildung sehr unregelmäßig: offenbar ist auch dieser Abschnitt der Chorda nicht mehr zur Function bestimmt, und in der That finden wir bei *Torpedo* die Chordaspitze bei Embryonen von 3—4 mm Länge nicht mehr in Contact mit den Zellen der Prämandibularhöhlen resp. den Elementen der Zwischenplatte. Noch später geht ja auch die ganze vordere Chordapartie

zu Grunde, auch diejenigen Abschnitte, welche in den Anfangsstadien der Embryonalentwicklung ausführlicher angelegt werden.

Will man die Verhältnisse des Mesoderms incl. der Chordaanlage im Vorderkopf in weiteren Stadien auf Querschnitten verfolgen, so bedient man sich am besten der Horizontalschnitte durch den ganzen Embryo, weil dieselben wegen der Hirn- und Kopfbeuge den Vorderkopf in querer Richtung treffen. Solche Schnitte, wie sie die Embryonen XXXVIII 207, 302 und 303 aufweisen, lehren, dass die Prämandibularmasse noch undifferenzirt liegen bleibt, während die Mandibularhöhlen bereits ein Lumen gewinnen und auch eigene ventrale Abschnitte aufweisen, aus denen später die Adductormuskulatur entsteht. Diese ventralen Abschnitte, welche den eigentlichen Cölomwandungen gleichwerthig sind, fehlen, wie es scheint, den Prämandibularhöhlen; ob sie ihnen immer gefehlt haben, oder nur durch die Umwandlungen der gesammten Configuration des Vorderkopfes unterdrückt oder verborgen sind, bleibe dahingestellt und einer später vorzunehmenden Erörterung (siehe letztes Capitel »Erwägungen« etc.!) reservirt. Man kann aber sehr deutlich erkennen dass zumal durch die Ausstülpung der Kopfplatten des Medullarrohres behufs Bildung der Augenblasen der Binnenraum des Kopfes so beschränkt wird, dass ein ventraler Abschnitt der Prämandibularmasse keine Gelegenheit zur Anlage resp. Entfaltung finden würde – womit freilich nicht behauptet werden soll, dass, falls ein ventraler Abschnitt der Prämandibularhöhlen functionelle Verwendung gefunden oder behalten hätte, nicht ein geeigneter Raum zu seiner Entfaltung im Embryo hätte hergestellt werden können. Es ist meines Erachtens sogar wahrscheinlich, dass die Materialien, aus denen bei Squaliden die Platt'sche Kopfhöhle gebildet wird, einstens auch Cölomplatten im Vorderkopf bildeten, die aber noch früher weggeschafft wurden als die Platt'sche Kopfhöhle resp. ihre Derivate selber, und wie diese bei den verschiedenen Squaliden in verschiedenen Recapitulationsetappen doch zu Grunde gehen und schon bei *Torpedo* gar nicht mehr gesondert angelegt werden, so ist wahrscheinlich bei allen Selachiern resp. bei allen Vertebraten die präorale Cölompartie gänzlich, auch in ihrer ursprünglichsten Anlage, beseitigt worden.

Stellt man sich die phylogenetische Vergangenheit des präoralen Mesoderms derartig vor, so gewinnt man ein Verständnis für eine Menge Einzelheiten der Bildung der Prämandibularzellmasse und besonders für den Unterschied in der Bildung der Platt'schen Kopfhöhle

bei Squaliden und *Torpedo*. Die Zellen, welche bei den Squaliden die PLATT'sche Kopfhöhle herstellen, werden offenbar auch bei *Torpedo*-Embryonen von Anfang an gebildet, sondern sich aber nicht mehr von den übrigen, aus denen die spätere Prämandibularhöhle hervorgeht. Dies erkennt man besonders an solchen Stadien, welche denen der Squaliden entsprechen, in denen diese Zellen noch ungeformt außen an den aufgerichteten seitlichen Rändern der Prämandibularzellmasse sich finden. Die Bilder bei *Torpedo*-Embryonen gleichen durchaus denen der Squaliden; wie aber schon bei diesen Unterschiede in der Ausbildung der PLATT'schen Kopfhöhle zu constatiren sind, welche sich auf ihre relative Ausdehnung und Abgesondertheit beziehen, so sind diese Unterschiede bei *Torpedo* wahrscheinlich noch weiter gegangen und haben zur völligen Unterdrückung jeder Absonderung geführt: das zu ihrer Anlage gehörige Zellmaterial bleibt von vorn herein in der Masse der Prämandibularhöhlen gelagert und scheint nur als Verstärkung der seitlichen Kante eine Zeit lang zu bestehen — worüber weiter unten berichtet werden soll.

Will man aber die Beziehungen zwischen Prämandibularzellmassen und Mandibularhöhlenelementen bei *Torpedo* mit denjenigen vergleichen, die wir oben bei *Acanthias* feststellen konnten, so geschieht das am besten auf Sagittalschnitten.

Zunächst muss constatirt werden, dass die jüngsten Embryonen von *Torpedo ocellata* in ihrer äußeren Gestalt von denen von *Acanthias* abweichen, und dass diese Abweichungen sich wesentlich auf die Verhältnisse des vorderen Körperendes beziehen. Während letzteres bei *Acanthias* ausgezogen und zugespitzt erscheint, zeigt *Torpedo ocellata* bei Embryonen von 1 mm Länge, an denen etwa 4—6 Urwirbel zu erkennen sind, ein kurzes, abgerundetes, ziemlich massives Vorderende (XXXIX 570). Die Chorda ist auf diesem Stadium noch fast auf der ganzen Länge mit dem Entoderm verbunden, auf dem vorderen Viertel ist sie nicht separirt zu erkennen.

Ein kaum messbar größerer Embryo XXXIX 580 mit allerdings bereits bestimmter geformten 6 Urwirbeln zeigt eine Zunahme der Mesodermelemente an der vorderen Kuppe des Entoderms. Taf. 4 Fig. 1 u. 2 geben davon ein ziemlich genaues Gesammtbild. Die Kuppe ist nicht nur eine einfache Zunahme der vorderen abgerundeten Entodermwand, sondern macht den Eindruck eines Anwachsens der Mesodermelemente in Gestalt eines sich etwas zuspitzenden Kegels. Will man eine andere Art, den Zustand auszudrücken, anwenden, so kann man sagen: die Entfernung zwischen dem Lumen des Ento-

derms und der Spitze der Mesodermkappe hat sich vergrößert — dabei bleibt unausgesprochen, ob sich die Mesodermzellmasse vergrößert, oder das Lumen des Entoderms zurückgezogen hat. Letzteres geschieht jedenfalls auf den späteren Stadien — wie wir es ja auch schon bei den Squaliden constatiren konnten; eine Zunahme der Mesodermzellen zur Bildung der Prämandibularzellmasse erfolgt gleichfalls; ob beide Processe gleichmäßig einsetzen, möge zunächst dahingestellt bleiben. Auch bei diesem Embryo ist die Chorda noch fast auf der ganzen Länge dem Entoderm angelöthet. Bei anderen Embryonen, die sogar größer sind und schon 10 und mehr Urwirbel frei erkennen lassen, wie XXXIX 579 und 604, ist ein Anwachsen weder der Prämandibularzellmasse noch der Distanz zwischen ihrer Spitze und dem Lumen des Darmes zu constatiren — so dass also Schwankungen vorliegen, denen vielleicht keine Bedeutung zuzumessen wäre. Bei den beiden eben genannten Embryonen ist die Chorda schon auf weite Strecken von dem Darm abgerückt, nur vorn und hinten steht sie noch im Verband mit dem Entoderm.

Die bisher beschriebenen Embryonen zeigten noch durchaus offene Medullarplatten; der Anfang zur Rohrbildung ward zwar schon gemacht, aber die Kopfplatten klafften noch aus einander. Dennoch kann man schon an diesen Stadien sehen, dass frühzeitig ein Zurückweichen der Prämandibularzellmasse resp. des Entoderms aus der Spitze des Kopfes zwischen den Medullarplatten und dem sich daran schließenden Ectoderm stattfindet, wodurch Medullarplatten und Ectoderm mit ihren einander gegenüber liegenden Flächen sich berühren. Dieser Process dehnt sich zusehends weiter aus, je weiter die Kopfentwicklung geht, und wenn sich die Medullarwülste völlig geschlossen haben, und nur noch der vordere Neuroporus als Communication des Binnenraumes mit der Außenwelt längere Zeit bestehen bleibt, so kann man sehen, dass die Prämandibularzellmasse resp. das vorderste Stück des Entoderms sich immer weiter von dem Rande des Neuroporus, an den es doch von Anfang an anstieß, zurückzieht. Hierin unterscheidet sich *Torpedo* wiederum von den Squaliden und besonders von *Acanthias*, bei welchem, wie Taf. 9 Fig. 7—12 lehren, die Prämandibularzellen bei schon gänzlich geschlossenem Medullarrohr noch bis an den vorderen Neuroporus heranreichend gefunden werden.

Wie aber bei *Acanthias* eine Trennung der Prämandibularzellmasse in einen vorderen und einen hinteren Theil eintritt (vgl. oben pag. 128) so geschieht auch etwas Ähnliches bei *Torpedo*, wie die

olgende Darstellung ergeben wird. Wie Taf. 14 Fig. 10 ergiebt, eigt der 3 mm lange Embryo XXXVIII 81 bei noch weit offenem Neuroporus eine beginnende Knickung des Medullarrohres bei *Sa* ınd eine Ausdehnung der Prämandibularzellmasse bis *ro*. Dieser Punkt *ro* bedeutet topographisch den späteren Recessus opticus; die eichte Einbuchtung, welche sich hier gewöhnlich einstellt in den üngeren Entwicklungsstadien, verläuft nach den Seiten in die sich llmählich ausstülpende primäre Augenblase. Bis an dieselbe also eicht in diesen Anfangsstadien die Prämandibularmasse, die sich ereits aus dem davor liegenden Zwischenraum zwischen Medullarvand und Ectoderm zurückgezogen hat. Die Grundfläche des Vordernd Zwischenhirns, welche von dieser Einbuchtung bei *ro* bis *Sa* eicht, entwickelt aus sich in den späteren Stadien das Infundibulum nd den Saccus vasculosus, das Tuberculum inferius und superius nd zwischen Opticus und Infundibulum die von Haller so genannte amina postoptica. Es ist nützlich, schon jetzt diese Differenzirungsroducte ins Auge zu fassen, da sie für die topographischen Bestimungen bei den weiteren Umgestaltungen der Prämandibulargegend ilfreiche Daten liefern können. Vergleichen wir nun das Bild dieses Embryos mit den bereits citirten Fig. 7—12 auf Taf. 9 von *Acanthias*-Embryonen, so bemerken wir, dass bei diesen die Prämandibularellmassen noch weit über den Recessus opticus hinausreichen, bis n die Gegend, wo sich später die Nasengruben bilden; dort bleibt ogar die vordere Partie der Prämandibularzellmasse eine Zeit lang on der hinteren abgetrennt liegen.

Eine ähnliche abgetrennte Partie der Prämandibularzellmasse ommt nun auch bei einer Anzahl von *Torpedo ocellata*-Embryonen or, aber sie liegt weiter zurück, wie Taf. 14 Fig. 13 erweist. Der Embryo XXXVIII 76, von dem diese Abbildung stammt, misst 4 mm, at also schon eine beträchtliche Wucherung der Ganglienleisten im Kopf aufzuweisen, aber es lässt sich leicht feststellen, dass ihr Vorchreiten ventralwärts noch nicht so weit gediehen ist, um bis an lie Stelle zu gerathen, wo diese linsenförmige Zellmasse zwischen Medullarwand und Ectoderm sich findet. Es bleibt somit keine andere Provenienz derselben übrig, als die Prämandibularzellmasse, und wenn vir einen anderen Embryo (XXXIX 621) zur Vergleichung heranziehen, o können wir an demselben constatiren, dass derselbe, welcher nur ,7 mm misst, dieselbe Zellmasse an derselben Stelle erkennen lässt, ugleich aber noch eine dünne Schicht von Zellen, welche die Verbindung zwischen ihr und dem Hauptttheile der Prämandibularzell-

masse bildet — wodurch die Provenienz jener abgetrennten linsenförmigen Zellmasse dargelegt wird (Taf. 14 Fig. 11).

Man findet diese Zellmasse noch an einer beträchtlichen Anzahl anderer Embryonen desselben oder um Weniges älterer Stadien; später scheint sie zu Grunde zu gehen.

Dieses kleine Zellklümpchen ist schon vor einigen Jahren Gegenstand einer besonderen Arbeit CHIARUGI's geworden, unter dem Titel »Di un organo epiteliale situato al dinanzi della ipofisi ecc. di *Torpedo ocellata*« (Monit. Zool. Ital. Anno 9 1898 pag. 37—56). Auch CHIARUGI vergleicht es mit den durch Miss PLATT und HOFFMANN bei *Acanthias* beschriebenen vordersten Partien des Entoderms, ist aber überrascht, dass bei *Torpedo*, wo keine Spur einer PLATT'schen anterior head cavity gefunden werde, sich doch die verbindende Partie dieser vordersten Kopfhöhlen, als welche dieses vorderste Stück des Entoderms von Miss PLATT und HOFFMANN angesehen werde, länger erhalte, als bei *Acanthias*. Diese Verwunderung CHIARUGI's würde wahrscheinlich schwinden, hätte er ein vergleichendes Studium all dieser Bildungen vorgenommen. Er würde dann zunächst haben feststellen können, dass ein der Zwischenplatte — dem Mittelstück der eigentlichen Prämandibularhöhlen vergleichbares Zwischenglied — oder »tratto di congiunzione« für die PLATT'schen Kopfhöhlen bei *Acanthias* überhaupt nicht besteht; was dafür gehalten wird, ist entweder der vorderste Rest des wirklichen Entoderms, der von dem hinteren Stück abgetrennt worden ist, eben so wie die kleine linsenförmige Zellmasse bei *Torpedo*, oder es sind Mesectodermzellen, welche die PLATT'schen Kopfhöhlen allmählich von allen Seiten einhüllen und desshalb an der Stelle, wo sich diese mit ihren vorderen Theilen am nächsten treten, eine Art gemeinsamer Brücke herstellen. Jene Zwischenplatte der Prämandibularhöhlen dagegen wird, wie wir oben sahen, aus dem durch den Ausfall der Chorda ermöglichten Zusammentritt und Verschmelzung derjenigen Urwirbel gebildet, welche zu den vordersten Partien der Mandibularhöhlen gehören, aus welchen der Obliquus superior entsteht; somit sind sie nicht entodermatisch und noch weniger mesectodermatisch und lassen sich nicht mit jenen vorderen Gebilden vergleichen. Wenn CHIARUGI weiterhin die fragende Vermuthung ausspricht, ob nicht zwischen diesem seinem organo preipofisario und dem darunter liegenden Ectoderm »intime connessioni che possono far supporre la primitiva esistenza di una comunicazione fra la superficie libera del corpo e il fondo

dell' intestino preorale« bestanden haben könnten, so werden wir im weiteren Verlauf dieser und anderer späterer Studien auch dieser Frage näher treten, hier aber wenigstens so viel bemerken können, dass man an vielen Embryonen von *Torpedo* sehr wohl beobachten kann, wie durch das Zusammenrücken der Hirnwand mit dem Ectoderm die dazwischen liegenden vorderen Zellmassen des Entoderms resp. der Prämandibularhöhlen in den Verband eben sowohl der Medullarwand, wie auch des Ectoderms eingepresst werden, dass aber dieses Einpressen schwerlich als Recapitulation einer ursprünglichen organischen Verbindung aufgefasst werden darf, vielmehr rein mechanisch als Vorstadium des Zugrundegehens resp. der Absorption dieser zu keiner functionirenden Bildung gelangenden Zellen. Als Beispiel dieses Eingepresstseins in die Medullarwand diene der 5 mm lange Embryo XXXVIII 72 auf Taf. 14 Fig. 15. Einen der prägnantesten Fälle stellt der Embryo XXXIX 614 von 4,3 mm Länge dar (Taf. 14 Fig. 14). Bei demselben scheint der Anfang einer Blasenbildung, wie Chiarugi sie noch bei wesentlich älteren Embryonen gefunden hat, vorzuliegen. Bemerkenswerth ist aber, dass für die gesammte Bildung, für welche ich den Namen Chiarugi'sche Blase vorschlage, etwas seitlich das Ectoderm eine besondere Vorwölbung bildet, also wohl durch das Vorhandensein der Chiarugischen Blase zu dieser Ausstülpung gezwungen worden ist. Einer solchen Ausstülpung oder Vorwölbung begegnet man oft genug bei anderen Embryonen — aber oft fehlt die entsprechende entodermale Zellmasse im Lumen derselben, das vielmehr hohl ist, oder es ist eine Zellmasse darin, aber so eng mit den Wandungen der Ausstülpung verbunden, dass man keinen Unterschied zwischen Wandungszellen und den das Lumen ausfüllenden Zellen bemerken kann — hat dann also den Fall vor sich, wo dieser letzte entodermatische Rest, intim mit dem Ectoderm verbunden, in dasselbe aufgenommen worden ist, wie bei Embryo XXXIX 620 auf Taf. 14 Fig. 12. Man mag nun darüber streiten, ob diese Chiarugi'sche Blase nur dem eigentlichen Entoderm angehört, also der vorderste Theil eines früher bis an den Neuroporus sich erstreckenden Darmes gewesen, oder ob auch Zellenelemente der Platt'schen Kopfhöhle darin enthalten sind; es wird wenig darauf ankommen, wie das entschieden wird — was wichtig an diesem rudimentären Organ ist, betrifft Fragen, die mit der ganzen Auffassung der phylogenetischen Vergangenheit des Vorderkopfes in Zusammenhang stehen und desshalb auch nur in größerem Zusammenhange erörtert werden können;

einzelne Befunde dieser oder jener Bildung können durch sich allein nichts entscheiden.

Ich wende mich nun zu den Anlagen und Gestaltungen, welche der hintere Theil der Prämandibular-Zellmasse, also die eigentlichen Prämandibularhöhlen und ihr sie verbindender mittlerer Theil, die sog. Zwischenplatte, durchmachen.

Ich habe auf pag. 18—20 (Studie 23) die Phänomene beschrieben, welche mit der ersten Anlage der Prämandibularhöhle verbunden sind und die Darstellung der Kopfbeuge so weit geführt, um begreifen zu lassen, dass die Ausbildung dieser Anlage so zu sagen durch Raummangel gehemmt ward. Während die Mandibularhöhle, zwar auch langsamer fortschreitend, als die Occipital- und die vorderen Rumpfmetameren, doch schon eine seitliche Entfaltung erreicht, bleibt die Zellmasse, welche die Prämandibularhöhle in ihren ersten Stadien repräsentirt, fast unverändert liegen, auch wenn bereits der Schluss des Medullarrohres eingetreten, und die Kopfbeuge bis zur Knickung der ventralen Ectodermpartie des Vorderkopfes und der Bildung jenes, in der obigen Darstellung oft erwähnten Scheitelpunktes vorgedrungen ist. Erst dann fangen auch in der eigentlichen Prämandibularhöhle Differenzirungen an. Diese Differenzirungen werden wir am besten darstellen, wenn wir von vorn herein einen mittleren und zwei seitliche Abschnitte in der weiteren Ausbildung der Prämandibularhöhle unterscheiden. Die seitlichen Abschnitte liefern die dauernden Producte des ganzen Gebildes, die Augenmuskeln; der mittlere Abschnitt geht in späteren Embryonalstadien als gesonderte Bildung zu Grunde oder betheiligt sich nur an dem Aufbau von Skelett-Elementen, die wir hier nicht ins Auge fassen. Man kann desshalb wohl von der prospectiven Potenz des die seitlichen Abschnitte bildenden Zellmaterials sprechen und diese Potenz als den führenden Gesichtspunkt bei der Umwandlung und Ausgestaltung der gesammten Prämandibularhöhle in den Vordergrund stellen. Aber man würde Unrecht thun, die Evolutionen und Schicksale des mittleren Abschnittes desshalb geringer anzuschlagen, weil aus ihm keine dauernden Bildungen oder nur solche hervorgehen, welche am Aufbau der bindegewebigen resp. knorpligen Schädelgrundlage sich betheiligen. Darf man von der prospectiven Potenz der seitlichen Abschnitte sprechen und ihnen dadurch Bedeutung verleihen, so kann man mit eben so viel Nachdruck auf die retrospective Potenz des mittleren Abschnittes hinweisen, welche für die Erkenntnis der morpho- und phylogenetischen Processe von beträchtlicher Bedeutung ist.

Der mittlere Abschnitt bleibt für einige Zeit hinaus mit dem blinden Ende des Vorderdarms in cellulärem Zusammenhang: er besteht aber, wie wir schon bei *Acanthias* sahen, zum größeren Theil aus Mesoderm, nur seine ventrale Schicht dürfte man für eigentliches Entoderm erklären. Für diesen Abschnitt habe ich die Bezeichnung »Zwischenplatte« adoptirt, welche DAVIDOFF in seiner Darstellung »Über präoralen Darm und die Entwicklung der Prämandibularhöhle bei den Reptilien« gebraucht, und ebenso die OPPEL'sche Bezeichnung der seitlichen Theile als »Flügel«. Die seitlichen Abschnitte bilden nur eine Fortsetzung der mittleren Masse, die sich in den seitlichen Raum zwischen Medullarwandung und Ectoderm hinein erstreckt, so weit dieser, anfänglich sehr enge Raum es erlaubt.

Die beginnende Differenzirung dieser zuerst soliden Zellmasse zeigt sich bei Embryonen von 3—4 mm in den seitlichen Abschnitten in den »Flügeln«; in ihnen tritt eine centrale Höhlung auf, und die sie umschließenden Zellen ordnen sich epithelartig an. Dieser Hohlraum tritt zuerst als ein schmaler Spalt auf, der sich mit den »Flügeln« zwischen Ectodermwand und spätere Augenplatte hineinschiebt; wir werden weiterhin sehen, welche Bedeutung dieser Spalt und seine Wandung später erlangen. Näher der Mitte zu nimmt dieser Spalt kreisförmige Conturen an, endet aber, bevor die eigentliche »Zwischenplatte« erreicht wird. Auf Sagittalschnitten liegen diese so mit Hohlraum versehenen Flügel zwischen dem Ectoderm der Kopfbeuge, der Unterseite des Vorderhirns und dem Vorderrande der Mandibularhöhle; verfolgt man die Schnitte weiter gegen die sagittale Mittelebene, so gehen die Flügel in die solide Zwischenplatte über, welche wiederum vom Ectoderm der Kopfbeuge, der Unterseite des Vorderhirns, aber nicht mehr von der Mandibularhöhle sondern von der Vorderwandung des großen Sinus cephalicus begrenzt wird; weiter gegen die Mittelebene zu tritt dann der Zusammenhang des Entoderms mit der Zwischenplatte auf, der wie ein Isthmus zwischen Sinus cephalicus und Ectoderm der Kopfbeuge sich erstreckt und sich in dieser Lage bis an den Flügel der anderen Seite erhält, der dann wiederum nach hinten von der Mandibularhöhle begrenzt wird. Auf Horizontalschnitten desselben Stadiums von 4 mm Länge (XXXVIII 147) sieht man, wie dicht unter dem ventralsten Theil des Sinus cephalicus, und nachdem die Mandibularhöhlen beiderseits ihre viscerale Wandung der Mittellinie so nahe als möglich gebracht haben, eine nahezu formlose Zellmasse dem Vorderende des Entoderms sich anschließt, mit demselben mehrfach so zusammen-

hängt, dass man nicht weiß, wo das Eine anfängt und das Andre aufhört, unter dem Unterrande des Vorderhirns sich quer hinüber erstreckt, auf den weiteren, ventralwärts folgenden Schnitten zwischen Vorderhirn und Ectodermwandung liegt und, seitlich sich fortsetzend, die schmalen Höhlungen der Flügel aufweist.

Bei Embryonen von 5 mm Länge (XXXVIII 23) macht die Differenzirung weitere Fortschritte. Auf Sagittalschnitten sieht man, dass trotz der weiteren Zunahme der Kopfbeuge doch eine größere Raumentfaltung auch der Prämandibularhöhle erlaubt, sich freier zu gestalten. Zunächst erlangt die Höhle der Flügel eine größere Ausdehnung. Die Zellen der Wandung liegen in doppelter Schicht um dieselbe herum, ihre Ausdehnung hat nach allen Richtungen zugenommen, besonders auch in der Richtung gegen die Zwischenplatte. Die Mandibularhöhlenwandung bildet die hintere Begrenzung der seitlichen oder Flügelabschnitte, und der untere, hintere Winkel der seitlichen Theile der Prämandibularhöhle steht sogar bei einigen Embryonen in deutlichem Zellenzusammenhang (XXXIX 613, II 7, III 4 mit dem ursprünglich ventral liegenden, jetzt aber schon aufwärts gerichteten Vorderrande der Mandibularhöhle. Die Zwischenplatte beginnt gerade an dieser Stelle; es ist desshalb bemerkenswerth, dass auf den Sagittalschnitten, welche nun folgen und mehr nach der sagittalen Mittelebene gerichtet sind, eine neue Höhlung entsteht, die aber vor den Schnitten der eigentlichen Mitte wieder aufhört. Von dieser zweiten, mehr nach innen gelegenen Höhle setzt sich die Zwischenplatte dorsalwärts in Gestalt lockerer Zellen fort, wird aber durch die vordere Wandung des Sinus cephalicus, dem sie sich anschließt, concav eingedrückt; gerade in der Mittelebene liegt aber, dorsal von der Wandung der Blase des Sinus cephalicus, das verdünnte vorderste Chordaende, welches freilich mit dem dorsalen Abschnitt der Zwischenplatte im Unterschied von der Mehrzahl der Selachier bei *Torpedo* nicht in Zusammenhang steht. Dieses Mittelstück der Zwischenplatte steht weiterhin aber in directem zelligem Contact mit der vordersten Partie des Entoderms, welche gerade wie bei dem 4 mm messenden Embryo XXXIII 255, sich als Isthmus zwischen Sinus cephalicus und Kopfbeuge-Ectoderm von dem Vorderdarm gegen dieses Mittelstück erstreckt. Diese Gestaltung der Prämandibularhöhle findet sich bei einem halben Dutzend anderer, 5 mm Länge messender Embryonen wieder. Die einzige Variante ist, dass der Sinus cephalicus mal kleiner, mal größer ist, wesshalb die Zwischenplatte in ihrer Höhe variirt.

An einem horizontal geschnittenen Embryo (XXXVIII 99) erkennt man aber eine nicht uninteressante Variante, welche das Vorhandensein einer zweiten, dorsaler und frontaler gelegenen Höhle in der Zwischenplatte aufweist.

Dicht auf den Schnitt, welcher die frontal-ventrale Wandung des Sinus cephalicus getroffen hat, folgt ventralwärts ein Schnitt, welcher die dorsale Wandung der Zwischenplatte in ihrer ganzen Breite streift. Auf beiden Seiten stößt sie an die viscerale Wandung der Mandibularhöhle an, caudalwärts trifft sie auf die frontale Spitze des Scheitelpunktes der Kopfbeuge. Auf dem nächsten Schnitt ist dasselbe Bild zu sehen, nur ist die zellige Wandung der Zwischenplatte sehr viel klarer und vollständiger zu erkennen. Auf dem dritten, ventralwärts folgenden Schnitte, der auf Taf. 16 Fig. 13 abgebildet ist, sieht man 4 Lumina angeschnitten, 2 seitliche und 2 mediane; letztere sind schärfer conturirt, liegen auch dorsaler als die andern. Auch auf dem nächsten Schnitte sieht man diese 4 Hohlräume, die beiden seitlichen nehmen an Größe zu, die medianen aber nicht. Auf dem folgenden Schnitt werden die seitlichen noch größer, die medianen zeigen ihre noch ausgehöhlte ventrale Wandung, hören also im nächsten Schnitt völlig auf. Unter einander stehen diese 4 Hohlräume in keiner Verbindung. Sehr wesentlich aber ist, dass von den seitlichen Höhlen auf dem Schnitt, der die letzten Spuren der medianen aufweist, jederseits je eine zellige Verbindung an die Kuppe des blinden Vorderdarms, also des Entoderms, sich erstreckt; diese zellige Verbindung bringt die Wandungen der seitlichen Hohlräume, wo sie gerade an die Zwischenplatte angrenzen, sowohl mit dem Entoderm, als auch, da gerade an dieser Stelle das blinde Ende des Entoderms mit der Kuppe des durch die Kopfbeuge eingeknickten ventralen Ectoderms in Berührung tritt, mit dem Ectoderm in Verbindung. Wir werden diesen Bildungen noch weiter begegnen.

Auf dem nächsten Schnitt hört die Zwischenplatte, in der jene beiden medianen Hohlräume gelegen waren, auf, nur die »Flügel« mit ihren großen Höhlen beharren, und diese Höhlen werden dabei noch größer, ihre äußere Wandung reicht unter dem vordersten, äußersten Winkel der Mandibularhöhle bis an das seitliche Ectoderm, und so setzen sich diese Höhlungen mit ihren Wandungen ventralwärts bis an den Hinterrand der Augenplatte fort.

Dass die hier beschriebene »Variante« nicht ein rein zufälliges Nebeneinander von Hohlräumen bildet, beweisen aber andre Embryonen,

so z. B. XXXVIII 103, gleichfalls von 5 mm Länge. Auch bei diesem Embryo existiren die beiden medianen Hohlräume, ja fast möchte man sagen, dass noch zwischen ihnen, gerade in der Mitte ein dritter, ähnlicher Hohlraum sich zeigt, der sogar dorsalwärts höher hinaufreicht und auf Horizontalschnitten eher erscheint, als die neben ihm liegenden, von denen der linke mit dem mittleren sich verbindet. Auch die Verbindungsstränge mit den großen seitlichen Hohlräumen und ihren Wandungen sind deutlich zu erkennen, zeigen sogar ein sie durchsetzendes schmales Lumen, das von den seitlichen Hohlräumen schräg auf die Kuppe des blinden Entoderms resp. den Scheitelpunkt der ectodermalen Kopfbeuge zu gerichtet ist.

Prüft man nun Sagittalschnitte von gleich großen Embryonen, so ergiebt sich das Folgende.

Bei dem Embryo XXXVIII 23 treffen die Schnitte zunächst zwischen der Mitte der primären Augenblase und der vordersten Höhlung der Mandibularhöhle auf die äußere, seitliche Wandung der Prämandibularhöhle, also des »Flügels«. Auf den zwei folgenden, 7,5 μ messenden Schnitten ist die Höhlung dieses Flügels durchschnitten, auf dem folgenden wird die Prämandibularhöhle wieder solid und geht in die Zwischenplatte über. Nach drei weiteren Schnitten tritt wiederum ein kleines Lumen auf, das sich auf dem folgenden Schnitt birnförmig erweitert, mit dem schmaleren Ende caudalwärts gerichtet. Nach weiteren zwei Schnitten tritt dorsalwärts ein neues Lumen auf, noch ehe das eben beschriebene geschlossen wird. Auf den nächsten Schnitten sind beide geschlossen, die Vorderwand des Sinus cephalicus liegt der quer durchschnittenen Zwischenplatte dicht an bis über die Medianebene hinaus, in der eigentlich von hinten her und dorsalwärts die Chorda über dem Sinus cephalicus in die Zwischenplatte einmünden sollte — was indess, wie schon hervorgehoben, bei den Embryonen von *T. ocellata* auffallender Weise unterbleibt, da die Chorda v o r dem Sinus cephalicus aufhört. Bei diesem Embryo ist auch bereits der schmale Isthmus, welcher die Zwischenplatte mit der blinden Kuppe des Vorderdarmes verbindet, unterbrochen, die Verbindung unterbleibt. Wohl aber besteht, wenn nicht eine Verbindung, so doch eine Berührung zwischen dem unteren Ende der seitlichen Abschnitte der Prämandibularhöhle mit dem ventralen, jetzt aber schon schräg aufwärts gerichteten Vorderrande der Mandibularhöhle, was wir schon am Embryo XXXVIII 32 antrafen.

Wesentlich anders verhält sich Embryo XXXVIII 24, auch von 5 mm Länge. Bei ihm finden sich nur erst ganz kleine Lumina in den Seitentheilen, gar kein Lumen in der Zwischenplatte, welche aber durch einen soliden Isthmus mit dem Vorderende des Darmes verbunden ist. Die Chorda reicht wiederum nicht bis an die Zwischenplatte heran, der Sinus cephalicus ist aber in der Mittelebene durch Zwischenwände in mehrere Abschnitte getheilt — wir werden über diese und ähnliche Befunde an anderer Stelle ausführlich handeln — und innerhalb dieser Zwischenwände bestehen zellige Verbindungsstränge der Entodermwandung mit der Chorda.

Embryo XXXVIII 31, von 5 mm Länge, zeigt die 4 Hohlräume und den Isthmus zwischen Zwischenplatte und Vorderdarm. Auch bei diesem Embryo erreicht das vordere Chordaende nicht die Zwischenplatte.

Embryo XXXVIII 32 lässt dagegen erkennen, dass das vordere Chordaende über den außergewöhnlich kleinen Sinus cephalicus mit einigen wenigen Zellen ausnahmsweise hinüber reicht und den äußersten Rand der Zwischenplatte erreicht, aber v o r dem Sinus cephalicus erkennt man eine Zellbrücke, welche von der Darmwand zum Chordaende geht und einen deutlicheren Zusammenhang bildet, als den eben erwähnten. Die 4 typischen Hohlräume sind vorhanden, zugleich auch ein solider Isthmus zwischen der Kuppe des Vorderdarmes und der Zwischenplatte.

Bemerkenswerth ist der Befund an einem 6 mm langen, in Querschnitte zerlegten Embryo XXXIX 555 (Taf. 16 Fig. 14—16). Er lässt sehr deutlich verschiedene, in der Zwischenplatte befindliche Hohlräume erkennen, die caudalwärts mit den Höhlungen der seitlichen Abschnitte, also der eigentlichen Prämandibularhöhle in Verbindung treten. Aber auffallend ist, dass in der Mittellinie, nach der dorsalen Seite zu gelegen, also in unmittelbarer Nachbarschaft des Sinus cephalicus, eine unpaare Höhlung sich findet, welche mehrere Schnitte hindurch geht, ehe die seitlichen medianen Höhlungen auftreten. Dann verstreicht diese mittlere Höhlung auf einem Schnitt, öffnet sich aber wieder auf dem nächsten, geht wieder zwei Schnitte weiter, öffnet sich in ganz geringfügiger Weise noch einmal und zeigt dabei, dass sie gerade in der Verlängerung des Isthmus liegt, der das dorsalste Stück des Entoderms zwischen dem Ectoderm der Kopfbeuge und dem Sinus cephalicus mit der Zwischenplatte in Verbindung setzt. Diesen Isthmus bilden 7 Schnitte, auf denen keine Spur eines Lumens zu erkennen ist, erst auf dem

8. caudalwärts von der Zwischenplatte gelegenen Schnitte beginnt das eigentliche Darmlumen als eine kleine kreisförmige Lichtung, die nicht größer ist, als die mittlere, unpaare, oben von der Zwischenplatte beschriebene Höhlung, neben welcher die mehr seitlich gelegenen Hohlräume der Zwischenplatte und die beträchtlichen der eigentlichen Prämandibularhöhle sich finden.

Embryo XXXVIII 22 von 6 mm Länge, in Sagittalschnitte zerlegt, zeigt die seitlichen Theile, also diejenigen, aus welchen in späteren Stadien die Augenmuskeln hervorgehen, in zunehmender Größe. Ihre Höhlung greift nach der Mitte zu über, und man erkennt eine Verschmelzung ihrer seitlichen Hohlräume mit den medianen der Zwischenplatte. Aber es stellt sich eine interessante Variante dadurch ein, dass caudalwärts von diesen medianen Höhlungen zwei andere kleine Hohlräume aufgetreten sind, ja dass sogar innerhalb der Zellen des Isthmus, der die vorderste dorsale Spitze des Darmes dicht über dem dorsal-frontalsten Ende der jetzt durchbrechenden Mundspalte mit der Zwischenplatte verbindet, eine Längsspalte auftritt, die gerade in der Medianebene liegt, aber doch nicht eine directe Fortsetzung des Darmlumens ist, da zwischen Darmlumen und diesem Längsspalt die Zellen der Darmwand geschlossen bleiben. Auch bei diesem Embryo erreicht die Chordaspitze nicht die entodermale Zwischenplatte.

Sehr ähnlich wie bei dem vorhergehenden Embryo verhalten sich auch die Hohlräume der Zwischenplatte bei dem 7 mm messenden Embryo XXXVIII 16, in so fern in der Mitte derselben, auf Sagittalschnitten, auch drei von einander getrennte Hohlräume beobachtet werden. Die Chorda erreicht gleichfalls nicht den Anschluss an diese mittlere Brücke der Prämandibularhöhle.

Sehr ausgeprägt zeigen sich diese Hohlräume auch bei dem Embryo XXXVIII 285 von 7 mm Länge. In Horizontalschnitte zerlegt, zeigt er die medianen über und vor einander liegenden, zu gemeinsamer Querausdehnung durch die ganze Länge der Zwischenplatte gelangten Höhlungen und zugleich die mit dem dorsalsten Theil der ectodermalen Kopfbeuge verbundenen Zellbrücken, welche beiderseits schräg an die Wandungen der seitlichen Theile der Prämandibularhöhle führen — was wir schon bei dem Embryo 99 kennen lernten.

Bei 8 mm langen Embryonen sehen wir nun eine weitere Entwicklung und in gewissem Sinne Vereinfachung vor sich gehen. Diese Vereinfachung besteht darin, dass die Hohlräume der

Zwischenplatte zusammenfließen, ihre Scheidewände sich auflösen, und ein einziges Lumen von der Prämandibularhöhle der einen Seite zu der der anderen hinüber führt. Dorsal- und caudalwärts wird dieser Quercanal von dem Sinus cephalicus begrenzt, frontalwärts von der Basalplatte des Vorderhirns, aus der später das Infundibulum sich bildet, ventral bildet die Einknickungsstelle des Ectoderms der Kopfbeuge die Grenze, aus welcher Einknickungsstelle im weiteren Verlauf die Hypophyse hervorgeht — wie ich später in allen Einzelheiten darstellen werde (Taf. 16 Fig. 18).

Es bleibt aber bei einer beträchtlichen Anzahl von Embryonen im Stadium von 8 und mehr Millimeter eine directe Verbindung der Zwischenplatte mit dem Ectoderm am Scheitelwinkel der Kopfbeuge erhalten, während die Verbindung mit der vordersten dorsalen Spitze des Entoderms, der oben mehrfach erwähnte Isthmus, fast spurlos verschwindet. Dies ist sehr bezeichnend und verdient genauer dargestellt zu werden.

Ich hatte auf pag. 195 von dem Embryo 99 berichtet, dass eine zellige Verbindung zwischen den seitlichen Abschnitten der Prämandibularhöhle bestehe, gerade an der Stelle, wo sie mit der Zwischenplatte sich berühren (die aber — da ja in der That keine bestimmte Grenze dieser Bildungen besteht — eben so gut als Verbindung der seitlichen Bezirke der Zwischenplatte gelten kann); von dieser Verbindung habe ich nun specieller zu berichten.

Auf Horizontalschnitten sieht man bei Embryo XXXVIII 118 von 9 mm Länge, dass der mittlere Canal von einer Prämandibularhöhle zur anderen ein einziges ziemlich breites Lumen aufweist; die Wandungen sind vielfach mehrzellig, nur an wenigen Stellen einfaches Pflasterepithel. Die Schnitte treffen unter dem Sinus cephalicus erst die dorsale Wandung der Zwischenplatte, und nach drei 7,5 μ dicken Schnitten tritt caudalwärts von derselben die angeschnittene Kuppe der ectodermalen Kopfbeuge auf. Auf dem nächsten Schnitte, wo noch von der Kopfbeuge eine Schicht von Ectodermzellen ohne mittleren Hohlraum da liegt, begiebt sich von der Zwischenplatte jederseits eine Ausstülpung ihrer hinteren Wandung an diese Kuppe, wie Taf. 16 Fig. 17 zeigt, und verschmilzt mit derselben. Die beiden kurzen Ausstülpungen lassen schmale Hohlräume erkennen, welche von dem Lumen der Zwischenplatte zu dem Ectoderm gehen; besonders deutlich ist das auf der linken Seite zu erkennen.

Bei dem 8 mm langen, gleichfalls in Horizontalschnitte zerlegten Embryo XXXVIII 288 ist diese Verbindung mit dem Ectoderm nur auf der linken Seite erhalten, und kein Lumen ist zwischen den Zellen derselben zu erkennen.

Der kleinere, 6 mm lange Embryo XXXVIII 104 zeigt indess auf Horizontalschnitten wiederum beiderseits diese Verbindungen und links sogar wieder mit einem Lumen. Der eben so lange Embryo XXXVIII 106 zeigt nur auf der rechten Seite die Verbindung, aber mit einem sehr deutlichen Lumen, das von dem Lumen der Zwischenplatte ausgeht.

Der Embryo XXXVIII 110, 12 mm lang, hat auf beiden Seiten diese Zellstränge, aber sie erreichen nicht mehr die Kuppe des Ectoderms, sondern sitzen nur als Zapfen an der Hinterwand der Zwischenplatte.

Ein gleichfalls 12 mm langer Embryo, XXXVIII 268, ist in Querschnitte zerlegt und zeigt einen der allercharakteristischsten Befunde. Die Verbindung ist zwar nur einseitig vorhanden, zeigt aber eine Durchbildung, aus der vielleicht wichtige Folgerungen gezogen werden können (Taf. 16 Fig. 18—22).

Fängt man die Beobachtung mit dem Schnitt 5 der VII. Reihe an, so trifft man da auf den letzten Schnitt, der noch das Lumen des mittleren Canals der Zwischenplatte erkennen lässt. Schnitt 6 zeigt bereits das Lumen verstrichen, Schnitt 7 eine Unterbrechung der Wandungen zwischen den beiderseitigen Prämandibularhöhlen. Auf Schnitt 9 fängt die Kuppe des Kopfbeugeectoderms an, auf Schnitt 10 geht ein mit feinem Lumen versehener Strang von dem inneren Winkel der rechten Prämandibularhöhle gegen die Kuppe der ectodermalen Kopfbeuge. Auf Schnitt 11 liegt dieser Strang zwischen dieser Kuppe und der rechten Prämandibularhöhle als eine ovale Zellmasse mit einem feinen centralen Lumen; diese Bildung setzt sich in Schnitt 12 fort; Schnitt 13 zeigt dieselbe in der Anlegung an das Ectoderm der Kuppe, die nun auch ihrerseits einen mittleren Raum, eben das Lumen der Kopfbeuge bezw. der späteren Hypophyse, das außerhalb der Körperwandungen führt, zeigt; Schnitt 13 lässt den Zusammenhang der Zellenwandungen dieses mit Lumen versehenen Ganges der Prämandibularhöhle mit der Ectodermkuppe auf das deutlichste erkennen; Schnitt 14 zeigt denselben als eine halbrunde, mit klarem, kreisrundem Lumen versehene, der Ectodermkuppe angefügte Bildung; Schnitt 15 als einen Halbring, mit rundem Lumen an dem Ectoderm haftend; Schnitt 16 und 17

endlich zeigen das Ectoderm der Kuppe mit dem letzten Rest dieses Stranges, der von der Wandung der Prämandibularhöhle ausging und auf seinem Verlaufe fortgesetzt ein deutliches kreisrundes Lumen besaß. Bräche das Lumen dieses Ganges am Ectoderm nach außen durch, so würde man eine Verbindung des Lumens der Prämandibularhöhlen mit der Außenwelt haben, etwa, wie das Durchbrechen des Ectoderms die Kiemensäcke, d. h. den Innenraum des Darmes, mit der Außenwelt in Beziehung setzt.

Auch auf Sagittalschnitten lässt sich dieser Zusammenhang der Zwischenplatte mit dem Ectoderm der späteren Hypophyse genau feststellen. So zeigt Embryo XXXVIII 11 von 8 mm Länge auf den Schnitten, welche der Medianebene zunächst liegen, die Zwischenplatte als ein ovales Gebilde mit schmalem, etwas in die Länge gezogenem Lumen, und gerade vor dem Scheitelwinkel der Kopfbeuge gelegen; frontalwärts davon die spätere Infundibulargegend, caudalwärts die vordere Wandung des Sinus cephalicus. Einige Schnitte vor der Mittelebene nähert sich die untere Wandung des Zwischenstranges dem Ectoderm der Kopfbeuge, verschmilzt dann mit ihr und zeigt auf einem der Schnitte, welche diese Verschmelzung demonstriren, sogar den Hohlraum, den wir bei dem vorigen Embryo so deutlich erkannten. Der Zusammenhang zwischen Zwischenplatte und Ectoderm besteht gerade an der Stelle, wo die jetzt durchbrechende Mundspalte ihren dorsalsten resp. frontalsten Punkt hat — eine Localität, deren Configuration uns noch später näher beschäftigen wird. Es scheint, dass die in jüngeren Stadien hier bestehende Zellbrücke, der Isthmus, zwischen dieser dorsal-frontalsten Stelle des Darmes und der Zwischenplatte sich aufgelöst hat, zwischen der ectodermalen Wandung der Kopfbeuge und der Zwischenplatte aber länger bestehen bleibt.

Ein ebenfalls 8 mm messender Embryo, XXXVIII 28, zeigt genau dieselben Verhältnisse, aber, wie es scheint, noch einen Rest der Isthmuszellen zwischen der Spitze der eben durchbrechenden Mundspalte und der Zwischenplatte. Auch bei diesem Embryo besteht ein Lumen in dem Zellstrange, der die Zwischenplatte mit dem Ectoderm der späteren Hypophysengegend verbindet.

Bei einem 10 mm messenden Embryo, XXXVIII 59, liegt die Verbindung zwischen Ectoderm und Zwischenstrang wiederum dicht über dem höchsten Punkt der bereits vollständig offenen Mundspalte und nicht an dem innersten Winkel der Kopfbeuge.

An derselben Stelle trifft man diesen Strang bei einem wesent-

lich älteren Embryo, XXXVIII 168, von 13 mm Länge, bei dem bereits diese ectodermale Wandung der Kopfbeuge sich deutlich als Hypophyse darstellt. Auch hier weist derselbe einen kreisrunden Hohlraum auf (Taf. 16 Fig. 10).

Wesentlich mehr lateralwärts zeigt sich eine strangförmige Verbindung zwischen der Hypophyse und der Wandung der Prämandibularhöhle — denn hier darf man kaum von der Zwischenplatte sprechen, die erst weiter nach der Mittelebene zu anfängt — bei dem Embryo XXXVIII 177, von 14 mm Länge. Das Lumen dieser strangförmigen Verbindung besteht nicht mehr, aber man sieht an der Lagerung ihrer Zellen, dass es bestanden haben muss. Es heftet sich dieser Strang so weit seitlich an die schon stark comprimirte und in die Breite entwickelte Hypophysis an, dass dieselbe dicht auf die vom Sinus cephalicus aus nach vorn unter das Vorderhirn gehende Arterie (der späteren A. centralis retinae) folgt, über deren phylogenetische Bedeutung an anderer Stelle gesprochen werden wird. Dieser Verbindungsstrang ist nur auf einer Seite vorhanden — aber in der Medianebene dieses Embryos findet sich noch eine isolirte kugelförmige Cyste, mit Epithelwandung und eingeschlossenem Hohlraum, welche den Eindruck macht, entodermaler Abkunft zu sein. Derselbe Schnitt, der durch ihre Medianebene geht, geht auch durch die Medianebene des vorderen Chordaendes, der Zwischenplatte und der Hypophyse — man könnte also geneigt sein, diese Cyste als den letzten, etwas aus seiner Lage verschobenen »Isthmus«-Rest anzusehen, falls es sich um den Rest einer Verbindung mit der Chordaspitze handelt, wie dieselbe ja als typisch fast überall besteht und gleichfalls an anderer Stelle ausführlicher erörtert werden soll.

Eine einfache Zellbrücke von der Spitze der Hypophysiseinklemmung (denn es ist eine Einklemmung und keine Einstülpung, welche zur Bildung des in seiner morphologischen Bedeutung so dunklen und so vielumworbenen Organs führt) zur Mitte der Zwischenplatte zeigt der 8 mm lange Embryo XXXVIII 295, während der gleichfalls 8 mm messende Embryo XXXVIII 380 sogar ein directes Aufsitzen des Zwischenstranges auf der Spitze der Hypophysiseinklemmung zeigt, so dass die untere Wandung des Zwischenstranges mit den Ectodermzellen der Hypophysis sich direct verlöthet, welche Verlöthung sich über 10 Schnitte von je 5 μ Dicke erstreckt, dann gerade in der Medianebene unterbrochen wird, aber nach einigen Schnitten auf der anderen Seite in freilich geringerer

Ausdehnung wieder auftritt — also wohl einen Rest der ursprünglich doppelseitigen Verbindung der Zwischenplatte mit der Ectodermkuppe der Kopfbeuge (Taf. 16 Fig. 9) darstellt.

In späteren Stadien sehen wir die Zwischenplatte immer weiter in das Innere rücken, je weiter die Entwicklung des Vorderhirns, der Augen und aller sonstigen Elemente des Vorderkopfes sich ausbreitet. Die Hypophyse erreicht eine gesonderte Entfaltung, gleichzeitig beginnt auch die Infundibulargegend sich zu entwickeln, und wenn allmählich auch das Bindegewebe der Basis cranii sich verdichtet, so weicht die Zwischenplatte alledem aus, verliert die letzten Spuren des Lumens, und ihre Zellen verwandeln sich in »Mesenchym« resp. Bindegewebe, das strangförmig inmitten anderer Mesodermzellen da liegt und skeletogene Bedeutung erhält.

Mit der Auflösung der Zwischenplatte schwindet aber nur derjenige Theil der Prämandibularhöhle, von dem ich sagte, er interessire wesentlich wegen seiner retrospectiven Potenz; es bleibt übrig der seitliche Theil, den man auch die eigentliche Prämandibularhöhle nennen kann, und der durch seine prospective Potenz Bedeutung gewinnt, in so fern aus ihm die sämmtlichen Augenmuskeln, mit Ausnahme des Rectus externus und des Obliquus superior hervorgehen. Mit ihr haben wir uns jetzt zu beschäftigen.

Auf pag. 193 habe ich bereits mitgetheilt, dass bei Embryonen von 4 mm Länge die seitlichen Abschnitte der Prämandibularhöhle anfangen, eine Höhlung zu erhalten. Anfänglich nur ein kleiner Spalt, rundet sich derselbe ab und wird dann auf dem Sagittalschnitt etwas in die Länge gezogen, die Spitze rostralwärts gerichtet. Die Wandungen sind zunächst mehrzellig, die Lagerung der Zellen ohne eine wahrnehmbare besondere Anordnung. Allmählich vergrößert sich der Hohlraum, und seine Wandungen erlangen einen mehr epithelartigen Charakter. Die Spitze des ganzen Gebildes schiebt sich mehr nach der Augenblase zu; die dorsale oder besser gesagt neurale Wandung nimmt eine bogenförmige Krümmung an, während die der vorderen Ectodermwandung der Kopfbeuge anliegende, orale, ziemlich gerade und dieser parallel gerichtet bleibt. Nach der Spitze zu sind die Wandungen mehrzellig, nach der Medianebene zu vermehren sich die Zellen auch der neuralen Wandung und ebenso die der oralen, bis alle zusammen in die Zwischenplatte übergehen, die freilich nirgends durch irgend eine bestimmte Grenze von den seitlichen Abschnitten der gesammten prämandibularen Kopfhöhle geschieden ist.

Bei dem weiteren Wachsthum macht sich eine Knickung der neuralen Wandung geltend, wodurch ihr hinterer Theil sich als caudale Wandung von der vorderen, der frontalen, absondert. Ich werde von nun an diese Bezeichnungen festhalten, unter sorgfältiger Vermeidung der Ausdrücke dorsal und ventral, welche irreführend wirken könnten, da es sich darum handelt, erst festzustellen, welche Theile der Prämandibularhöhle wirklich dorsal, also etwa urwirbelartig, welche ventral, d. h. Seitenplatten entsprechend, seien — was, wie wir bald erkennen werden, sehr schwer, fast unmöglich ist.

Die caudale Wandung stößt unmittelbar an das frontale Stück der Mandibularhöhle an, so dass beide bei Embryonen von 8 mm Länge auf Sagittalschnitten beinahe als eine nur durch eine doppelte Reihe von Zellen von einander geschiedene gemeinsame Bildung erscheinen.

Bis zu dem Stadium von 8 mm Länge erscheint die Prämandibularhöhle — ich spreche hier nur von den seitlichen Theilen, nicht von der Zwischenplatte — als ein mehr oder weniger aufgeblasener Ballon von unregelmäßiger Form, dessen Wandungen aber keine Falten, Vertiefungen oder sonstige differenzirende Gestaltung aufweisen (Taf. 4 Fig. 24 u. 26).

Bei Embryonen von 9 mm Länge fängt eine Gliederung dieser Ballongestalt an, welche von Bedeutung ist. Aber erst auf Sagittalschnitten von 10 mm langen Embryonen lässt sich genauer erkennen, welcher Art diese Gliederung ist. Um mir viele Worte zu sparen, verweise ich auf die Abbildung Taf. 13 Fig. 8, welche drei Abschnitte der sagittal geschnittenen äußeren Hälfte der Prämandibularhöhle aufweist: einen vorderen, dessen Längsachse von oben nach unten geht, der mit dem Buchstaben α bezeichnet ist, einen hinteren oberen, der β genannt, und einen unteren, der den Buchstaben γ trägt. Die beiden letzteren Abschnitte gehen aus der Gliederung des caudalen Abschnittes, also desjenigen hervor, der, wie wir soeben sahen, der frontalsten Partie der Mandibularhöhle unmittelbar anliegt. Während an dem oberen dieser beiden caudalen Abschnitte keine besonderen Merkmale hervortreten, zeigt der untere eine sehr bedeutende Verdickung seiner Wandungen, die sich schon dadurch geltend macht, dass es zweier Schnitte bedarf, um von der äußeren Peripherie der Wandung zu ihrem inneren Hohlraum zu gelangen. Wenn man aber auch zu diesem Hohlraum gelangt ist, so bleibt doch seine Wandung, welche also den caudal-oralen Winkel der Gesammthöhle bildet, von doppelt so dickem Durchmesser, wie

die übrigen Theile der Wandungen der Prämandibularhöhle. Dieser verdickte Theil der Wandung lässt, um es gleich hier zu sagen, aus sich den M. obliquus inferior hervorgehen; sein Nachbar, der obere Theil des caudalen Abschnittes schließt sich ihm dabei an; die als α bezeichnete vordere Abtheilung lässt aus ihrer oberen äußeren Partie den M. rectus superior, aus ihrer oberen inneren den M. rectus internus, aus ihrer unteren den M. rectus inferior entstehen.

Wir wollen uns nun mit der weiteren Ausgestaltung dieser vier Muskeln beschäftigen und mit dem Obliquus inferior anfangen, da er durch seine Lage und auch aus andern Gründen eine besondere Bedeutung besitzt.

Auf Sagittalschnitten trifft man, wenn sie wirklich genau gerichtet sind, immer zuerst auf die blinde Kuppe der Obliquus inferior-Anlage. Dieselbe liegt hinter der Augenblase unter dem Ganglion ciliare und vor der mittleren Partie der Mandibularhöhle, aus der der vordere Theil des M. rectus externus hervorgeht (Taf. 13 Fig. 10). Von unten her schiebt sich das Ectoderm der jetzt sehr eng gewordenen Kopfbeuge heran. Der Hohlraum des Obliquus inferior-Sackes liegt fast horizontal, die Sagittalschnitte treffen ihn also fast in der Querebene und lassen dabei die Dicke seiner Wandungen sehr klar hervortreten. Es ist diese Dicke der Wandungen, welche dieser Muskelanlage ihren eigenthümlichen und sie gegen die übrigen Theile der Prämandibularhöhle differenzirenden Charakter verleihen. Aber noch ein anderer Umstand muss schon jetzt hervorgehoben werden, der dieser Anlage eine hervorragende Bedeutung verleiht: von dem G. ciliare geht ein Auswuchs gegen die Kopfbeuge zu gerade auf den Schlauch des Obliquus inferior gerichtet und scheint sich reitend auf demselben etwas auszubreiten, denselben nach vorn und nach hinten etwas umfassend. Wir werden später, bei der Darstellung der uranfänglichen Entwicklung der Ganglienleiste und der übrigen Theile des peripherischen Nervensystems des Vorderkopfes, auf diesen Abschnitt des G. ciliare zurückkommen. An diesen Theil des G. ciliare schließt sich auf seiner inneren, also medialen Seite das peripherische Ende des Oculomotorius an, verbindet sich damit, spaltet sich und geht mit ihm weitere Differenzirungen ein, die wir gleichfalls später eingehend darstellen werden. Der vordere Ast des so gespaltenen Nerven geht zwischen dem Obliquus inferior-Sack und dem Abschnitt α der Prämandibularhöhle abwärts hinter die Augenblase;

wir werden ihn später an den Wandungen des hier sich bildenden M. rectus inferior wiederfinden. Der hintere Ast mit dem Haupttheile der aus dem G. ciliare stammenden Zellen bleibt an der Hinterseite des Obliquus inferior-Sackes liegen und wächst mit ihm in die Länge, wie wir gleich sehen werden. Das G. ciliare selbst liegt zunächst außen von und oberhalb der Prämandibularhöhle und erstreckt sich mit dem von ihm ausgehenden resp. in Verbindung stehenden Zellstrange des späteren N. ophthalmicus profundus über der Augenblase frontalwärts, dem seitlichen Ectoderm dicht angelagert und von dessen Placodenabschnitten vielleicht noch Elemente empfangend. Erst wenn die Sagittalschnitte die innerste Zellschicht des G. ciliare treffen, wird von ihnen auch die äußere laterale Wandung des vorderen Theiles α der Prämandibularhöhle erfasst — welche somit noch gar nichts mit dem G. ciliare, dem Ophthalmicus profundus oder auch der Augenblase zu thun hat. Die späteren, sich gegenseitig bedingenden Ausgestaltungen dieser drei Organanlagen treten erst in die Erscheinung bei noch weiterer Durchführung der Kopfbeuge resp. hier der Gehirnbeuge und der Ausdehnung der Augenblase, welche sich nach allen Richtungen geltend macht. Wenn die Sagittalschnitte bei diesem 11 mm langen Embryo den letzten inneren Theil der Augenblase getroffen haben (Taf. 13 Fig. 10), treffen sie auch die ganze Prämandibularhöhle in ihrer größten Ausdehnung — aber nichts lässt auf diesem Stadium erkennen, dass später enge Beziehungen zwischen beiden Gebilden Platz greifen werden. Auf dem abgebildeten Schnitte erkennt man die ursprünglichen beiden Abschnitte der caudalen Hälfte β und γ und die frontale α. auf der neuralen Grenze beider sieht man ein Stück des Oculomotorius, auf der ectodermalen dagegen eine Einbuchtung der verdickten Wandung, welche die Grenze zwischen Obliquus inferior und Rectus inferior andeutet. Von diesem Schnitt medialwärts nimmt die Prämandibularhöhle mehr und mehr eine dreieckige Gestalt mit gerundeten oberen Seiten an; die größere Dicke der die Anlage des Obliquus inferior bildenden Partie nimmt ab, und das ganze Gebilde geht allmählich in den fast oblongen Sack der Zwischenplatte über.

Dass es aber auch Varianten in der Gestaltung der Prämandibularhöhle bei *T. ocellata* giebt, möge die Abbildung derselben auf Taf. 13 Fig. 11 erweisen, die durch die beigefügte Buchstabenbezeichnung sich selbst erläutert. Ob diese Variante aber noch eine weitere Bedeutung für das Verständnis der Gesammtgestaltung der

Prämandibularhöhle bei anderen Selachiern besitzt und besonders an die bei *Acanthias* und *Galeus* und anderen Squaliden vorhandene Anterior head cavity erinnert, möge hier nur angedeutet werden.

Bei Embryonen von 11—12 mm Länge macht sich an dem Obliquus inferior-Schlauch eine weitere Veränderung bemerklich. Die Wandungen dieses Schlauches bestehen anfänglich aus cylindrischen, neben einander liegenden Zellen, welche, ähnlich wie ein Ectodermepithel, das sich einstülpt, durch die Vermehrung der Zellen und ihren gegenseitig ausgeübten Druck mehrreihig werden, die Mitosen aber, durch welche er wächst, auf seiner concaven, dem Lumen zu gerichteten Seite haben. Die Zellenzunahme bewirkt zunächst, dass die cylindrischen Wandungszellen sich immer mehr durch einander drängen und dabei schmäler und länger werden. Schließlich aber lagert sich an der Außenseite, besonders an der der Kopfbeuge zugewendeten Seite des Schlauches, eine beträchtliche Zahl von Zellen ab, welche nicht mehr wie die eines Epithels erscheinen, sondern in loser Masse den epithelartig angeordneten Zellen angefügt sind (Taf. 13 Fig. 9). Ob diese Zellen sich von außen dem Obliquus inferior-Schlauch auflagern oder von ihm selbst gebildet werden, ist schwer zu entscheiden; ich behalte mir nähere Angaben vor, sobald ich die Mesectodermbildung des Vorderkopfes näher darstellen werde. Diese Zellvermehrung und Auflagerung auf der äußeren Circumferenz der Wandung geht Hand in Hand mit der Verlängerung des ganzen Schlauches, der sich allmählich nach unten zu krümmt, mit seinem abgerundeten Ende unter die an Umfang stark zunehmende Augenblase geräth und dort im Mesoderm resp. Mesectoderm liegen bleibt. Das Lumen des Schlauches verstreicht in späteren Stadien, aber noch bei Embryonen von 16—17 mm Länge sieht man es in den gleichfalls noch vorhandenen Hohlraum des vorderen Abschnittes α der gesammten Prämandibularhöhle einmünden, mit der der Obliquus inferior-Schlauch noch deutlich zusammenhängt. Erst bei Embryonen von 18 und mehr Millimeter Länge verstreicht das Lumen, und zugleich löst sich der Zusammenhang des ganzen Obliquus inferior-Schlauches von den Wandungen des übrigen Theiles der Prämandibularhöhle ab, indem die verbindenden Zellen mit dem umliegenden Mesoderm resp. Mesectodermgewebe sich zu einer gemeinsamen bindegewebigen Umhüllung der Augenblase vereinigen, aus welcher später die Sclera hervorgeht. Die einzelnen Schnitte dieses Processes gehen uns hier aber nichts an, wie wir denn auch zunächst darauf verzichten, die Umwandlung der den Obliquus in-

ferior-Schlauch bildenden Zellen zu Muskelfasern zu verfolgen, die erst berücksichtigt werden kann, wenn vorher oder wenigstens gleichzeitig die merkwürdigen Innervationsverhältnisse dargestellt worden sind. Und dazu bedarf es ausführlicher Beschreibung der Entwicklungsphasen des gesammten Nervensystems des Vorderkopfes, die in besonderen Abschnitten dieser »Studien« vorgenommen werden soll.

Ich wende mich nun zur weiteren Entwicklung des Abschnittes α der Prämandibularhöhle und kann mich auch dabei ziemlich kurz fassen, da es eben nicht meine Absicht ist, hier eine Monographie der Augenmuskelentwicklung zu geben, sondern nur die Basis zu gewinnen für die Aufdeckung der topographischen Revolutionen, welche die phylogenetischen Processe am Vorderkopf verursacht haben — von deren wirklichem Umfange freilich die bisherige Wirbelthiermorphologie offenbar keine auch nur annähernd ausreichende Vorstellung besessen hat.

Das hauptsächlich gestaltende Element bei der Umformung der vorderen Abtheilung α der Prämandibularhöhle ist die Augenblase in ihrer Größenentwicklung und damit zusammenhängenden Lagenveränderung. Es ist nicht möglich, davon hier eine tiefer eindringende, die Urgeschichte der Augenblase selbst berührende Darstellung zu geben: eine solche kann erst versucht werden, wenn das Fundamentalproblem der Mundbildung, wenigstens im Princip, gelöst sein wird. Aber dass die Größenentwicklung und die dadurch z. Th. mit bedingte Verlagerung der Augenblase nach außen und nach hinten einen wesentlichen Antheil an der merkwürdigen Gestaltung der Prämandibularhöhle haben, kann man direct unter dem Mikroskop erkennen: die nach außen und vorn gerichtete Wandung der Höhle α fängt erst an, sich concav einzustülpen, wenn die Ausdehnung der Augenblase so zugenommen hat, dass beide Gebilde sich beinahe berühren, und nur die von Anfang an zwischen beiden bestehende, aber allmählich dichter werdende Mesoderm- resp. Mesectodermschicht die directe Berührung hindert. Eine Folge des gleichzeitigen Größenwachsthums beider Gebilde, der Augenblase sowohl, wie der Abtheilung α der Prämandibularhöhle, ist daran Schuld, dass die Elemente des vordersten Theils der Ganglienleiste, welche vom späteren G. Gasseri und dem davor gelegenen G. ciliare noch weiter nach vorn ziehen, von den beiden, sich entgegenwachsenden Blasen eingeklemmt werden, so dass dieser vorderste Theil der Ganglienleiste, der anfänglich über beiden gelegen ist, zwischen sie geräth und als Ramus N. ophthalmici profundus bei

der weiteren geweblichen Ausbildung durch das Innere des Bulbus hindurch und in Beziehungen zur Ethmoidalgegend etc. tritt. Ich erwähne diese Verhältnisse hier nur ganz cursorisch, da dieselben ihrer phylogenetischen Bedeutung und Tragweite halber auf das Eingehendste später behandelt werden sollen. An dieser Stelle legen sie aber Zeugnis davon ab, welche Bedeutung die räumliche Ausdehnung der Augenblase besitzt und wie sie umgestaltend auf ihre ganze Umgebung gewirkt hat.

Je größer der Umfang der Augenblase wird, und je mehr sie sich durch das Auftreten und die Ausgestaltung der Linse in ihrer Lage verändert, um so mehr bewirkt sie, dass die vordere Abtheilung α der Prämandibularhöhle sich einstülpt und ihr Lumen immer mehr verliert, bis dasselbe schließlich völlig verschwindet, und die beiden Wandungen wie eine Calotte außen der mesodermalen Umgebung der Augenblase sich anfügen.

Nun hört freilich bei dieser Raumbeengung durch die sich vergrößernde Augenblase das Wachsthum der Wandungen der Prämandibularhöhle keineswegs auf — wie wir schon an der Entwicklung der Abtheilung β und γ sahen, welche die Anlage des M. obliquus inferior bildet und als Schlauch sich um die spätere ventrale Circumferenz der Augenblase herumlegt. Ähnlich wächst nun auch die Abtheilung α, aber mit ungleicher Geschwindigkeit an verschiedenen Stellen um die Augenblase herum, so dass sie nur auf der Innenseite völlig davon überzogen erscheint — wodurch eben auch die Ganglienleiste resp. der N. ophthalmicus profundus in die spätere Orbita einbezogen wird — während oben, unten und an den Seiten nur Ausläufer in Gestalt sich verschmälernder Schläuche bis an oder über den größten Durchmesser des Auges hinausreichen. Einer dieser Schläuche bildet den obersten Rand der Abtheilung α und setzt sich aus dem inneren convexen, sowie dem äußeren concaven Blatt der eingestülpten Prämandibularhöhle zusammen; aus ihm geht der Rectus superior hervor; ein anderer entsteht aus dem frontaler gerichteten vorderen Rande, wo beide Blätter der Höhle in einander übergehen und somit auch an der Bildung des aus ihnen hervorgehenden M. rectus internus sich betheiligen; der untere Rand der Calotte sondert sich in gleicher Weise zu dem M. rectus inferior und beginnt neben dem Obliquus inferior seinen Faseranfang. All diese Muskeln zeigen in den Anfangsstadien ihrer nunmehr vom Ganzen der Prämandibularhöhle getrennten Entwicklung noch ein inneres Lumen, welches aber eben nur eine Ab-

trennung und Sonderung von dem Gesammtlumen der Prämandibularhöhle ist und eben so, wie das Lumen des Rectus externus, des Obliquus superior und Obliquus inferior allmählich verstreicht und soliden Muskelbändern Platz macht.

Die übrigen Theile der Wandungen der Prämandibularhöhle, welche ursprünglich jene drei Muskeln mit einander verbinden, erleiden eine Umbildung zu Bindegewebe, d. h. zu Sehnen, Fascien und vielleicht auch Knorpel — wie weit aber Mesectodermelemente sich an der Bildung, besonders des Knorpels, betheiligen, bedarf noch eingehenderer Untersuchungen, die ich heute nicht vorzulegen im Stande bin.

Ich beschränke mich auf diese Angaben von der Entwicklung der Prämandibularhöhle bei *Torpedo ocellata;* erneuert auf dieselbe einzugehen, wird bei Darstellung der Nerven- und Mesectodermentwicklung des Vorderkopfes Gelegenheit sein.

k. *Torpedo marmorata.*

Den Auseinandersetzungen über die Verhältnisse des Kopfmesoderms bei *T. ocellata* ließe sich natürlich auch für *T. marmorata* Mancherlei hinzufügen, das die Gleichartigkeit, aber auch die Unterschiede ins Licht setzt, die selbst bei so nahe verwandten Formen zu erkennen sind — aber es würde nur lohnen, es zu thun, falls damit eine weitere Erörterung über die Entstehungs- und Bildungsgeschichte des ganzen Mesoderms verbunden werden könnte — und das fiele nicht nur allzu sehr aus dem Rahmen der in diesen Studien zu erörternden Probleme heraus, es würde auch nach den eingehendsten Darstellungen, die wir in den letzten Jahrzehnten erhalten haben, nur bei Beibringung wesentlich neuer Daten zu rechtfertigen sein. Ich verzichte desshalb auch auf meinen ursprünglichen Vorsatz, die von Rückert gebotene Darstellung über die mit einem »Substanzdefect« an der ventralen Fläche des Entoblasts verbundene Proliferation des Mesoderms (Anat. Anz. 2. Jahrg. pag. 100) näher zu besprechen, obschon dieselbe sehr der Erörterung werth wäre, zumal da ich Präparate besitze, die auf dieses, auch Rückert befremdlich erscheinende Verhältnis mancherlei Licht werfen und mit den bei *T. ocellata* auf pag. 179 gegebenen Darstellungen in Zusammenhang gebracht werden könnten. Vielleicht findet sich ein anderes Mal dazu bessere Gelegenheit.

Der vorzüglichen Darstellung, die Rückert a. a. O. von den

brigen Verhältnissen der Mesodermentstehung bei *Torpedo* — es ʼird nicht gesagt, ob *T. ocellata* oder *marmorata* — giebt, habe ich ichts weiter hinzuzusetzen; nur möchte ich die Auffassung nicht hne Weiteres anerkennen, welche auf pag. 107 sich findet, als stelle ie Chorda- und Mesoblastbildung im Vorderkopf eine »Abkürzung der Vereinfachung« der im Rumpf vor sich gehenden Processe dar. ʼass es sich um eine unvollkommenere Ausbildung handelt, geht chon aus dem Schlussresultat hervor: weder deutliche Urwirbel och eine dauernde vordere Chordaspitze werden im Vorderkopfe ergestellt, und der Keim des Zugrundegehens wirkt schon bei der rsten Anlage umgestaltend ein. Nach Rückert entsteht die sehr pärliche Chordaanlage dadurch, dass nur die oberflächlichste Schicht es medianen Entoblastabschnittes sich zu einem soliden Strang zuammenlegt, während dessen ventrale Lage an dem Vorgang keinen ntheil nimmt, sondern nach wie vor die dorsale Lage des Darmohrs bildet. Es wird schwer zu entscheiden sein, ob dies wirklich er Fall ist, oder ob im vordersten Bereich des Kopfes nicht auch, ʼie im Rumpfe, ein seitliches Zusammenwachsen des Darmentolastes stattfindet, welches die Chordaanlage unterwächst, ohne dass ıan es der räumlichen Lage halber deutlich gewahr wird. Für die hylogenetische Auffassung des ganzen Processes würde es nicht leichgültig sein, ob er so oder anders zu Stande kommt — zumal a die Frage nach der Urgeschichte der Chorda selbst davon wesentich beeinflusst werden würde. Da aber an dieser Stelle nicht die ufgabe gestellt ist, diese Frage zu erörtern, so übergehe ich die)iscussion derselben und beschränke mich darauf, zu betonen, dass uch die Embryonen von *Torpedo marmorata* ebenso wie alle nderen Selachier-Embryonen Anhaltspunkte dafür liefern, dass in len Zellmaterialien der Prämandibularmasse die Homologa der Urvirbel enthalten sind, aus denen sich die sog. Zwischenplatte aufaut, deren weitere Entwicklung mit einigen Worten hier noch dargestellt werden soll.

Zufolge der größeren Seltenheit des Materials habe ich Beobachtungen nur an 27 Embryonen in den Stadien von 6—11 mm Länge vornehmen und dabei constatiren können, dass sich im Allgemeinen weniger Complicationen der Structur bei der Zwischenplatte zeigen, als bei *T. ocellata*. Diese Complicationen bestanden ast ausschließlich bei den jüngeren Embryonen von 6—9 mm Länge, während bei 15 Embryonen von 10—11,5 mm Länge weder Beziehungen der Zwischenplatte zu dem Ectoderm der Kopfbeuge bezw.

der Hypophysengegend bestanden, noch auch der schlauchförmige Hohlraum, den seine einfachen Wandungen umschließen, durch Zwischenwände in kleinere Abtheilungen zerfällt war — was doch bei *T. ocellata* fast als Regel erschien. Man geht desshalb wohl nicht fehl, wenn man annimmt, dass diese Zwischenwandungen und die Beziehungen der Zwischenplatte zum Ectoderm der Hypophysengegend bei Embryonen von 10 mm Länge bereits eine Rückentwicklung durchmachen, eine Annahme, die auch dadurch bestätigt wird, dass sich auf den Horizontalschnitten des 10 mm langen Embryos XXXIII 286 eine Ausstülpung der Zwischenplatte nach der Ectodermwandung der Hypophysisgegend auf der linken Seite vorfindet — dieselbe erreicht aber nicht mehr das Ectoderm, endet vielmehr blind als eine kleine sackförmige Tasche.

Bei den jüngeren Embryonen aber finden sich folgende Zustände. XXXIII 234, 9 mm lang, sagittal geschnitten, zeigt einen Rest von Entodermzellen unterhalb der tiefsten Einbuchtung des Ectoderms etwas oberhalb der Mundöffnung. Dieser Rest liegt dem Ectoderm dicht an, ist aber von der Zwischenplatte geschieden. Die Auflösung der Verbindung ist also zuerst an der Zwischenplatte, nicht am Ectoderm erfolgt.

Bei einem anderen, gleichfalls 9 mm langen Embryo (XXXIII 237) findet sich keine Ausstülpung der Zwischenplatte nach der Hypophysengegend, wohl aber steht — was nicht immer der Fall ist — die Chordaspitze mit der Zwischenplatte in Verbindung, und letztere zeigt auf der linken Seite ihren Hohlraum durch Zwischenwände in mehrere Unterabtheilungen geschieden.

Bei einem dritten, 9 mm langen Embryo, XXXIII 249, ist noch eine Verbindung mit der Hypophysengegend erhalten; die Chorda steht nicht mit der Zwischenplatte in Verbindung, von letzterer aber geht ein Auswuchs nach der der Hypophysisgegend entgegengesetzt gelegenen Seite, also der inneren Hirnbeuge zu; was dieser Auswuchs zu bedeuten hat, und ob er irgend etwas zu bedeuten hat, lasse ich dahingestellt.

Embryo 252, in Horizontalschnitte zerlegt, zeigt auf der einen Seite eine Verbindung zwischen Hypophysengegend und Zwischenplatte.

Embryo 256 von 8 mm Länge zeigt nach beiden Seiten Verbindungen mit der Hypophysisgegend und daneben auf der linken Seite noch weitere Faltungen der Zwischenplattenwandung, so dass der von ihr umschlossene Hohlraum auf mehreren Schnitten in drei klei-

nere Räume gespalten erscheint — durchaus ähnlich den bei *T. ocellata* beobachteten Befunden, nur dadurch von ihnen unterschieden, dass sie sich nur auf einer Seite vorfinden.

Noch deutlicher zeigt Embryo 260, von 8 mm Länge, in Sagittalschnitte zerlegt, diese Verhältnisse. Auf 11 Schnitten von 7,5 mm Dicke steht die Zwischenplatte mit der Hypophysisgegend in allerdeutlichstem Zusammenhange, und diese breite Zellbrücke zeigt auf mehreren Schnitten sogar noch ein deutliches Lumen. Eine Verbindung von Chorda und Zwischenplatte besteht nicht.

Embryo 259 und Embryo 262, ersterer von 8 mm, letzterer von 7 mm Länge, zeigen jeder einen einseitigen, schwachen Zusammenhang der Zwischenplatte mit dem Ectoderm.

Embryo 264 von 7 mm Länge dagegen zeigt auf beiden Seiten, sehr seitlich gelegen, diesen Zusammenhang.

Wiederum sehr klar sind diese Verhältnisse bei dem 7 mm langen Embryo 268, wo der Zusammenhang auf beiden Seiten erhalten geblieben ist. Aber auch zwischen ihnen besteht noch eine Wucherung der unteren Wandung der Zwischenplatte, durch welche dieselbe mit der Chordaspitze in Zusammenhang steht.

Alle diese Fälle werden jedenfalls hinreichen, um zu erweisen, dass die Zellstränge, welche auch bei *T. marmorata* die Zwischenplatte mit dem Ectoderm der Hypophysisgegend in Zusammenhang setzen, keine zufälligen Bildungen sind; und wenn sie fast durchgehends bei weiter entwickelten Embryonen verschwinden, so muss man nicht nach ihrer prospectiven Potenz fragen, sondern die retrospective ins Auge fassen und eine entsprechende Erklärung ihrer morphologisch-phylogenetischen Bedeutung suchen.

Die Entwicklung der seitlichen Theile, der sog. Flügel der Prämandibularhöhle, findet bei *T. marmorata* genau so statt, wie bei *T. ocellata;* nur wäre hervorzuheben, dass bei der Gliederung der großen Blase in Stadien von 12—15 mm Länge diejenige Abtheilung, welche bei *T. ocellata* auf pag. 204 mit dem Buchstaben γ bezeichnet ward, noch wesentlich weiter lateralwärts vorspringt, so dass Sagittalschnitte zunächst zwar die Vorwölbung der basal-oralen Anlage des späteren Obliquus inferior treffen, welche als kuglige Masse am weitesten lateral vorragt, dann aber die äußere, fast keilartig vorspringende Wandung der Abtheilung γ treffen und auf mehreren, medialwärts gerichteten Schnitten als scheinbar von jener getrennte Blase erkennen lassen, bis schließlich auch der Theil der Wandung erscheint, welcher α und γ mit einander als Theile der

Prämandibularhöhle verbunden zeigt. Diese stärkere laterale Vorragung der Abtheilung γ ist desshalb aber von einem gewissen Interesse, weil sie möglicher Weise auf die Einbeziehung in den Gesammtbereich derjenigen Zellbestandtheile der Prämandibularhöhle hinweist, welche der PLATT'schen »Anterior head cavity« entspricht. Auch bei *Torpedo marmorata* findet sich keine Andeutung einer gesonderten vordersten Kopfhöhle neben, über oder vor der Prämandibularhöhle, wohl aber springt die Abtheilung γ beträchtlich weiter vor, als bei den Squaliden: es scheint desshalb nicht unerlaubt, zu vermuthen, dass sie das Material der PLATT'schen Kopfhöhle in sich aufgesogen hat.

1. *Raja batis.*

Leider besitze ich keine Embryonen dieses Selachiers, welche weniger als 2 mm Länge messen — es ist mir desshalb unmöglich, die ersten Stadien der Prämandibularhöhlenbildung zu beschreiben.

Embryonen von 2 mm Länge, in Sagittalschnitte getheilt, zeigen bei *Raja* ähnlich wie bei *Torpedo* ein abgestumpftes vorderes Körperende, das aber zum Unterschied von *Torpedo* nicht gerundet erscheint, vielmehr schräg abgeschnitten mit einer etwas vorragenden Spitze an der Stelle endet, wo das Ectoderm in den Medullarwulst umbiegt (Taf. 6 Fig. 11 u. 12). Das Entoderm stößt dicht an das abgestumpfte Ectoderm an, seine dorsale Wandung ist aber beträchtlich verdickt durch die Zellmasse, aus welcher die Materialien der Prämandibularhöhlen mit allem Zubehör hervorgehen.

War schon bei *Torpedo*, gegenüber den Squaliden, ein deutlicher Reductionsprocess in der Verkürzung des vorderen, präoralen Darmendes zu erkennen — das besonders bei *Acanthias* sich sehr ausgeprägt darstellte — war weiterhin bei *T. ocellata* noch die CHIARUGI'sche Blase bei einem Procentsatz von Embryonen erhalten, während es nicht gelang, dieselbe bei *T. marmorata* nachzuweisen, so ist die Reduction dieser vordersten Entodermpartie bei *Raja* noch beträchtlicher, und — soweit meine bisherigen, nicht unbeträchtlichen Materialien, für die ich Herrn Dr. BEARD in Edinburgh verpflichtet bin, ein Urtheil erlauben — es kommt zu keiner Andeutung einer CHIARUGI'schen Blase oder eines ähnlichen weiter vorgeschobenen Entodermrestes unter dem Vorderhirn.

Um so beträchtlicher freilich ist die Zellmasse, aus welcher sich allmählich die Prämandibularhöhle entwickelt und diese selbst nimmt

Dimensionen an, welche die aller übrigen mir bekannten Selachier-Embryonen weit überragt, wie wir weiter unten sehen werden. Von diesem Umfange der Prämandibularzellmasse legen auch die Bilder Zeugnis ab, welche man von Horizontalschnitten gewinnt, bei denen die Kopflappen noch nicht angefangen haben sich aufzurichten. Man sieht an diesen Horizontalschnitten, dass auch bei *Raja* die proximalen Partien des Mesoderms, welche am Rumpf resp. am späteren occipitalen Kopftheil zu den eigentlichen Urwirbeln sich gestalten, auch an der später zur Mandibularregion gehörenden Mesodermentfaltung vorhanden und neben der nicht mehr zur vollen Ausbildung gelangenden Chordazellsäule gelegen sind. Wer diese Bezirke unbefangen mit den Occipital- und Rumpfanlagen vergleicht, wird schwerlich auf den Gedanken kommen, dass hier plötzlich so sehr vergrößerte Urwirbel vorliegen, dass es sich vielmehr um eine Zusammendrängung und Verschmelzung gar nicht mehr im Einzelnen gesonderter Metameren handle. Zu derselben Vorstellung einer bis in die erste Anlage übergreifenden Reduction gelangt man auch, wenn man die vordere Anlage des Chordaentoblastes ins Auge fasst, welcher sich zwischen den Zellmassen der Mandibularhöhle als eine an Breite zunehmende, aber den Charakter von Embryonalzellen festhaltende, sich nicht weiter differenzirende Masse darstellt und unmerklich in die Prämandibularzellmasse übergeht, sich in derselben verlierend; ihm haften die proximalen Partien der Mandibularzellmassen seitlich an.

Wenn in den nächsten Stadien eine größere Zahl von Rumpf- und Occipitalurwirbeln sich angelegt hat, so kann man leicht berechnen, wie viel solcher ähnlich großer Urwirbel auf die noch nicht oder nur undeutlich segmentirte Strecke des Kopfes kommen würden, selbst wenn als Einheit die durch Verschmelzung wahrscheinlich vergrößerten Occipitalurwirbel einer solchen Berechnung zu Grunde gelegt und nicht in Erwägung gezogen würde, dass am Vorderkopf eine Zusammendrängung derselben schon aus anderen Gründen angenommen werden müßte (vgl. die Verhältnisse bei *Raja radiata* Taf. 7 Fig. 5—9).

Sobald sich dann das Medullarrohr zu schließen beginnt, und die Kopfplatten sich aufzurichten beginnen, fängt auch die Überwachsung des vorderen Körperendes d. h. des Vorderendes des Darmes mit der darauf lagernden Prämandibularzellmasse durch das Medullarrohr an, so dass eine Einbuchtung in der Ectodermwandung entsteht, der eine Vorwucherung derselben nach innen zwischen vor-

derem Darmende und Grundplatte des Vorderhirns entspricht. Dieser Einbiegung, aus der sich die Hypophyse entwickelt, werden wir immer wieder begegnen — über sie hinaus erstreckt sich die Prämandibularzellmasse nicht.

Der Embryo IV 192, von 3 mm Länge, zeigt dann, wie die weiteren Verschiebungen durch die gesteigerte Entwicklung des Gehirns und die allmählich eintretende Hirnbeuge vor sich gehen. Zum Unterschiede von *Torpedo* sieht man bei *Raja* die Chorda bis in die Prämandibularzellmasse ununterbrochen sich fortsetzen; da aber noch kein Sinus cephalicus aufgetreten ist, so liegen Darm, Chorda und Medullarwand noch in gleicher Krümmung über und neben einander. Bei diesem, wie bei fast allen andern Embryonen von *Raja* ist es nicht möglich, in der Prämandibularzellmasse irgend welche Gliederung wahrzunehmen: Differenzirungen der Chordaanlage, der eigentlichen, späteren Prämandibularhöhlenwandungen, einer etwaigen Platt'schen Kopfhöhle oder eines nach vorn sich ausdehnenden Präoraldarmes sind innerhalb dieser massiven Prämandibularzellmasse nicht zu unterscheiden: sie erscheint durchaus homogen, zugleich aber scheint sie eine bis zur Verschmelzung gehende Verbindung mit dem darunter liegenden Ectoderm einzugehen, ähnlich wie es zwischen Entoderm und Ectoderm in der später durchbrechenden Mundgegend geschieht. Prüft man einen der mehr seitlich gelegenen Schnitte dieses Embryos, so sieht man sogleich, dass die vorderen Zellmassen der späteren Mandibularhöhle mit der Prämandibularzellmasse sich nicht nur unmittelbar berühren, sondern auf einem beträchtlichen Theile sogar über einander liegen, wodurch wiederum wahrscheinlich gemacht wird — was auch Querschnitte dieses Stadiums bezeugen — dass die Prämandibularzellmasse die proximalen Mesodermabschnitte zu den distalen enthält, welche als Obliquus superior und als Theil des Adductur mandibulae später in den Verband der Mandibularhöhle übergehen. Letzteres wird aber noch ganz besonders deutlich, wenn wir bei Embryo IV 197, von nahezu 4 mm Länge, erkennen, dass die ventrale Partie der Mandibularhöhlenbildung — deren dorsale nicht als discrete Blase, wie wir oben sahen, sondern als schwammartige Masse auftritt — mit der Prämandibularzellmasse eben so zusammenhängt wie mit der dorsalen Mandibularzellmasse selbst, so dass die Höhle des sog. Mandibularschlauches, aus dem die Adductorgruppe sich hervorbildet, mit der Prämandibularhöhle in Lumencommunication bei Embryonen von *Raja* mehrfach gefunden wird.

Bei dem eben citirten Embryo findet sich neben einer accentuirten Hirnbeuge mit Beginn der Sattellehne auch schon eine recht beträchtliche Kopfbeuge, deren tiefster Punkt gerade die früher bezeichnete Einbuchtung bildet. So weit also ist das Vorderhirn mit seiner Regio olfactoria und der Regio postoptica vorgewachsen; dabei ist das Infundibulum in nächster Nachbarschaft der Kopfbeuge verblieben. Nicht uninteressant an diesem Embryo ist die Bildung der vorderen Chorda: sie zeigt das große Volum dieses vorderen Stückes und bildet dadurch einen Gegensatz zu dem fast völligen Ausfall desselben bei *Torpedo*. Übrigens ist auch bei diesem Embryo keine irgendwie feststellbare Differenzirung der Prämandibularzellmasse zu bemerken.

Bei dem nur um Weniges älteren Embryo IV 190 trifft man auf den ersten Beginn einer Höhlung in den seitlichen Partien der Prämandibularzellmasse, bei gleichzeitig gesteigerter Hirnbeuge und bereits sehr beträchtlich ausgedehntem Sinus cephalicus. Der Contact des ventralen Mandibularschlauches mit den seitlichen Theilen der Prämandibularhöhlen ist sichtbar, aber kein Zusammenhang beider Lumina gegeben. Eben so verhält es sich bei Embryo IV 196, bei dem die Chorda aber bereits in großem Bogen über den Sinus cephalicus hinweg an die höchste und vorderste Spitze der Prämandibularzellmasse sich begiebt und daselbst mit einer Art von Knopf endigt. Bei diesen Embryonen zeigt sich die Kopfbeuge bereits so gesteigert, dass der Verschluss des vorderen Neuroporus auf der am tiefsten gelegenen Stelle des Kopfes gefunden wird und das Ectoderm der später durchbrechenden Mundspalte beinah schon parallel dem Ectoderm des Infundibulum und der postoticalen und olfactorischen Region gelegen ist.

Bei dem Embryo IV 210, von derselben Größe, wie die zuletzt beschriebenen, sieht man eine nicht uninteressante Variante in der Bildung der Chordaspitze. Dieselbe scheint aufzuhören an einer mittleren Stelle des dorsalen Randes der Prämandibularzellmasse und gerade an einer Einbuchtung dieses Randes, so dass die Prämandibularmasse in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt getheilt erscheint. Sieht man aber genauer zu, so erkennt man noch vor dem vorderen Abschnitt einen kugelförmigen Rest der Chorda, der sich entweder von dem übrigen Theil abgeschnürt oder von vorn herein separat aus der Prämandibularzellmasse herausgelöst hat.

Bei Embryonen von 6 mm Länge wird nur die Höhlung der

Prämandibularzellmasse beiderseits ausgeprägter: Embryo IV 185 und 189 zeigen, dass sie an der oberen äußeren Seite der Zellmasse sich zuerst geltend macht und nach innen durch mancherlei Querwände getheilt bleibt. Es bildet sich dadurch eine Blase, deren Basalwandung mit der innersten Partie der ectodermatischen Kopfbeuge parallel gerichtet ist und nach hinten innen und unten mit der Vorderwand des Mandibularschlauches gelegentlich in Zusammenhang tritt. Wie der Mandibularschlauch und die übrigen Kopfhöhlen, so wird auch die Prämandibularhöhle nach außen, vorn und unten von einer dichten Schicht Mesectodermzellen umgeben. Die Chordaspitze trifft auch bei den beiden Embryonen auf die Mitte der oberen Grenze der Zwischenplatte, so dass eine vordere und eine hintere kleine Vorragung die Chordaspitze umgeben. Untersucht man diese Partie auf Horizontalschnitten, so zeigt sich wiederum, dass diese Theile der Zwischenplatte sich zur Chordaspitze genau so verhalten, wie die Mesodermpartien im Hinterkopf und Rumpf, aus denen die eigentlichen Urwirbel entstehen, wodurch die ursprüngliche Urwirbelnatur der Zwischenplatte auch bei *Raja* wahrscheinlich gemacht wird.

Bei Embryonen von 7—8 mm Länge beginnt die Prämandibularhöhle schon die Blasengestalt anzunehmen, ihre Wandungen dehnen sich in allen Richtungen aus und verdünnen sich; die bisherigen Zwischenwände aber bleiben mehr auf den inneren Theil in der Nachbarschaft der Zwischenplatte und in dieser selbst beschränkt. Die Zwischenplatte verschmälert sich in ihrem Längsdurchmesser, gleichzeitig aber wächst der Höhendurchmesser, und es prägen sich immer mehr die beiden vor und hinter der Chordaspitze sich findenden blasenartigen Vorwölbungen aus, so dass die Chordaspitze selbst wie in einer Vertiefung zu enden scheint (Taf. 6 Fig. 6).

Bei 9 mm messenden Embryonen trifft man zwei Fälle, bei denen die Chordaspitze wie mit einem Knopfe in der oberen Wandung der Zwischenplatte eingedrungen und fast festgewachsen erscheint, so dass von vorn und hinten diese obere Wandung sich um die Spitze herumzulegen scheint. Diese Bilder lassen glauben, dass die Zwischenplatte auch nach ihrer oberen Grenze noch ein Wachsthum entfaltet und dabei die mehr oder weniger starre Chordaspitze eben einschließen muss. Ein solches vorübergehendes Wachsthum wäre nicht auffallend, sondern nur die Consequenz phylogenetisch früheren Geschehens, wenn man sich vorstellt, dass aus diesen der Chordaspitze anliegenden Mesodermtheilen noch Urwirbel resp. functionirende

Muskeln hervorgingen, die erst später durch die Schädelbildung zur Unthätigkeit und damit zur Rückbildung verurtheilt wurden; andererseits ist es auch möglich, dass die Chordaspitze bei einzelnen Individuen einen größeren Rest von Prämandibularzellen in sich eingeschlossen hat und dadurch die ursprünglich bilateralen Mesodermpartien der Zwischenplatte aus einander drängt. Bei dem Embryo VI 336, der diesen Zustand aufweist, findet sich im Übrigen, dass die Prämandibularhöhlen schon ballonförmig aufgeblasen erscheinen und als einzige der Kopfhöhlen diesen großen Hohlraum aufweisen, wie schon in der vorigen Studie hervorgehoben ward, mit dem langgestreckten Lumen des Mandibularschlauches aber gelegentlich durch eine schmale Straße in Verbindung stehen, welche freilich bei manchen Embryonen, wie z. B. bei VI 301, von 21 mm Länge in eine breite Communication zwischen beiden Höhlungen sich ausgestaltet. Die Kopfbeuge ist bei den Embryonen dieser Größe bereits zu solcher Entwicklung gediehen, dass sich die Ectodermwandung der postorbitalen Region und der Vorder- oder Unterwand des Infundibulum beinah ganz auf die Vorderwand der im Durchbruch begriffenen Mundspalte drauflegt, so dass diese beiden ursprünglich in ein und derselben Längslinie verlaufenden Wandungen jetzt fast parallel einander entgegenlaufend gerichtet sind. Entsprechend groß ist die Sattelgegend geworden, durch welche die Chordaspitze in halbrundem Bogen auf die Zwischenplatte hinabsteigt. Die beiden urwirbelartigen Höhlungen und Vorwölbungen der letzteren haben ihre Lage auch verändert und liegen jetzt über einander, nicht mehr bloß vor einander.

Embryonen von 11 mm Länge lassen die Prämandibularhöhlen außerordentlich angewachsen erscheinen, so dass man sie Anfangs und bei oberflächlicher Ansicht für eine Mandibularhöhle halten möchte. Nach vorn zu legen sie sich um die Hinterwand der Augenblase bis auf deren dorsal höchsten Punkt herum, nach hinten drängen sie die schwammartigen Elemente der Mandibularmasse zurück: ihr Längsdurchmesser übertrifft den Höhendurchmesser fast um das Doppelte, und Zwischenwände treten erst in der centraleren Partie auf, wo die Prämandibularhöhlen in die Zwischenplatte übergehen. Die Mundspalte ist bereits beträchtlich weit offen, die Einklemmung des Ectoderms der Kopfbeuge schon so weit gediehen, dass, hätte man ihre allmähliche Bildung nicht beobachtet, sie als eine selbstthätig entstandene Einstülpung der Hypophysis erscheinen müsste, an deren Grunde eben so die hintere und untere Spitze des

Infundibulums wie die zu einem ovalen Canal gewordene Zwischenplatte liegt, über deren vorderem oberem Ende die Chordaspitze endet.

In diesem Stadium beginnt eine Bildung sich zu accentuiren, welche bisher unbekannt oder unbeachtet geblieben ist.

Ich erwähnte oben auf pag. 216, dass die Prämandibularzellmasse sich von vorn herein in ähnlicher Weise mit dem darunter liegenden Ectoderm der späteren Kopfbeuge, d. h. also der Hypophysenregion, verbunden zeigt, wie das Entoderm der späteren Mundspalte mit dem daranliegenden Ectoderm — und da die Prämandibularzellmasse eben so mit dem Entoderm verbunden, ja, wie die früheren Stadien besonders von *Acanthias* und anderen Squaliden, auch von *Torpedo ocellata* zeigen, sogar bis weit in die Postorbital- und olfactorische Region als vordere Verlängerung des Entoderms hineinreicht, so darf wohl auch angenommen werden, dass auch bei *Raja* die ventral gelegene Schicht der Prämandibularzellmasse aus wirklichen Entoderm- resp. Darmzellen besteht.

Untersucht man nun Stadien von 11 mm bis hinauf zu 16 und 17 mm Länge, so findet man ausnahmslos — wenigstens bei den ziemlich zahlreichen mir zu Gebote stehenden Embryonen — dass die Zwischenplatte außer mit der dorsal von ihr gelegenen Chordaspitze auch in directem Zell- oder Gewebszusammenhange mit einer bestimmten Stelle der Ectodermpartie der Kopfbeuge geblieben ist. Diese Stelle liegt frontal von der höchsten Durchbruchstelle der Mundspalte, caudal von dem Boden der Kopfbeuge resp. der späteren Hypophyse, in welche bei weiterer Entwicklung dieselbe einbezogen wird. Die Verbindung dieses Stranges mit dem Ectoderm der Hypophysengegend weist bei dem 14 mm langen Embryo VI 351 eine breite Basis auf, welche nach hinten zu in zelligem Zusammenhange mit der am weitesten nach vorn sich streckenden Partie des Mundentoderms steht (Taf. 6 Fig. 10). Der Strang selber scheint gelegentlich ein Lumen zu besitzen, seine Wandungen sind unregelmäßiger Art, die Zellen offenbar in Rückbildung begriffen. Die hintere Wandung erscheint stärker als die vordere; wo aber das Lumen nicht mehr sichtbar ist, legen sich die Zellen beider Wandungen so dicht an einander, dass nur noch an den inneren, der Zwischenplatte zugewendeten Stellen ein blasenförmiges Lumen übrig bleibt, welches dann, mit den übrigen Blasen der Zwischenplatte verglichen, erkennen lässt, dass auch der ganze Strang eben nur der untere hintere Theil der Zwischenplatte ist und die ursprüng-

lich entodermale Verbindung mit den mesodermalen dorsaleren und lateralen Partien der Prämandibularmasse darstellt. Der Strang ist fast immer leicht gebogen, ähnlich wie die Ectodermpartie, in deren Nachbarschaft er verläuft, bis er in die Zwischenplatte einläuft mit ihren unregelmäßigen blasenförmigen Divertikeln, die sich um die mittlere Haupthöhle gruppiren, deren hinterer, oberer Wandung sich die Chordaspitze einfügt, und welche an dem Grunde der Hypophysis resp. Kopfbeuge und neben der Spitze des Infundibulums gelegen ist.

Ich beschränke mich auf diese wenigen Angaben, da, wie bereits gesagt, diese Bildung mit einer Reihe anderer den Gegenstand einer eigenen »Studie« bilden soll.

Die weiteren Schicksale der Prämandibularhöhlen bei *Raja batis* sind dieselben, wie bei den übrigen Selachiern. Die Zwischenplatte vereinfacht sich immer mehr, bis sie nur einen einfachen Canal vorstellt, dem sich von oben die Chordaspitze anschließt, während hier und da noch Reste der kleineren Blasen vorkommen: der an die Unterwand der Hypophyse gehende Strang löst sich auf, und schließlich unterbricht ein gleicher Auflösungsprocess auch die Verbindung der Zwischenplatte mit den eigentlichen Prämandibularhöhlen; es bleibt nur ein kleiner Zellrest der ganzen Zwischenplatte dicht unter der Hypophyse übrig; bei Embryonen von 26—30 mm Länge geht auch dieser zu Grunde, und von der ganzen, so complicirten Bildung bleibt gar nichts übrig.

m. *Raja radiata.*

Nicht nur unter den mir zugänglichen *Raja*-Arten, sondern überhaupt unter allen von mir untersuchten Selachiern scheint *Raja radiata* die übersichtlichste Lesart der Mesodermgliederung aufzuweisen — in gewissem Sinne noch übersichtlicher als *Torpedo marmorata*. Leider besitze ich nur 9 Embryonen zwischen 2 und 8 mm Länge, kann also nichts aussagen über die Constanz dieser Übersichtlichkeit, und ob sie in entwickelteren Stadien auch bestehe; für die jüngeren Stadien aber ist sie jedenfalls ein um so werthvolleres Vorkommen, als sie an einer weiteren Selachierart die Grundlagen verstärkt, auf welche gestützt in den vorliegenden »Studien« die Segmentation des Kopfes zu erweisen unternommen worden ist.

Leider besitze ich keine Querschnitte jüngerer Stadien, kann

also über die ursprüngliche Gliederung der Zellmassen, aus denen später die Prämandibularhöhlen und die sie verbindende Zwischenplatte hervorgehen, keine entscheidende Auskunft geben: irgend eine bestimmte Grenzlinie zwischen dem Entoderm, aus welchem wirkliche Darmwandung wird, und den Zellmassen, aus welchen die Prämandibularhöhlen entstehen, ist nicht zu finden: ob also diese Zellmasse nur Producte, d. h. Abspaltungen des Entoderms sind, wie die übrigen Theile des seitlichen Mesoderms, oder ob sie, wenigstens ihre centraleren Theile, wirkliches Entoderm sind, das ähnlich, wie die große Masse desselben, Darmwand gewesen war und eigentlich wieder hätte werden sollen, wären nicht umgestaltende Einflüsse aufgetreten, lässt sich aus unmittelbarer Anschauung meiner Präparate nicht entscheiden. Jedenfalls ist die Masse dieser vorderen Zellen sehr groß (Taf. 7 Fig. 1), vielleicht größer als bei den anderen Arten, und sie ist wie bei jenen scharf getrennt und abgegrenzt von dem darüber und davor liegenden Medullarrohr, dagegen mit dem darunter liegenden Ectoderm fast eben so verschmolzen, wie mit dem eigentlichen Entoderm (Taf. 7 Fig. 5—9).

Ein in Querschnitte zerlegter etwas weiter entwickelter Embryo von einer nicht genau zu bestimmenden Länge, die aber zwischen 6 und 8 mm (VII 511) zu liegen scheint, giebt einige interessante Aufschlüsse über die Prämandibularzellmasse und ihre Differenzirung. Geht man von einem Schnitt, welcher zwar den blind geschlossenen Vorderdarm oberhalb der eben erst im Durchbruch begriffenen Mundspalte, aber keine aus der Differenzirung der Prämandibularzellmasse herrührende Bildung getroffen hat, frontalwärts weiter, so trifft man sehr bald auf denjenigen Schnitt, welcher die eingeklemmte sackförmige Spitze des Ectoderms der Kopfbeuge trifft. Das ist derjenige Schnitt, bei welchem die ersten Spuren von zelligen Elementen der Prämandibularmasse sich zu zeigen beginnen; dieselben bestehen in Gruppen von Mesodermzellen, welche z. Th. kreisförmig angeordnet von Auge und Sinus cephalicus vorn und hinten, sowie von Entoderm und Hypophysisanlage innen, und von der Körperwand außen begrenzt werden; auch einige Blutgefäßzellen finden sich an dieser Stelle, aus welchen wahrscheinlich das wichtige Gefäß sich bildet, welches vom Sinus cephalicus zum Auge verläuft, und welches wir an anderer Stelle ausführlich in seiner Bedeutung zu würdigen haben werden. Auf dem folgenden Schnitt sieht man, wie von diesen seitlichen Mesodermzellmassen Ausläufer bis in die Mitte gehen und sich zwischen

die Vorderwand des noch mit deutlichem Lumen versehenen Entodermrohres und die Hinterwand der gleichfalls noch mit Lumen versehenen ectodermalen Hypophysisanlage einschieben. Der nächste Schnitt zeigt, wie beide Lumina anfangen, zu verstreichen; die Rohrgestalt des Ento- und Ectoderms erkennt man nur noch an der Gruppirung der Kerne ihrer Wandungszellen. Auf dem nächsten Schnitt ist auch dieses für das Entoderm vorbei: der Schnitt hat die Kuppe seiner Wandung getroffen, von deren Seiten eben jene Zellen ausgehen, welche die Mesodermzellmassen der Prämandibularhöhlen mit dem Entodermrohr verbinden; irgend eine bestimmte Grenze der einen Partie gegen die andere ist auch hier nicht zu erkennen, so dass also auch keine bestimmte Abgrenzung des Entoderms gegen die Zwischenplatte zu erkennen ist, welche jetzt in der Medianlinie die Fortsetzung des Entoderms bildet und zwischen sich und dem Boden des Medullarrohrs noch die letzten Spuren der ectodermalen Hypophysis erkennen lässt. Den Zellen der Zwischenplatte kann man keinerlei bestimmte Gruppirung nachsagen: jeder Schnitt verändert das Bild; aber meistens kann man doch so viel sehen, dass wenigstens 6—8 Zellreihen den Durchmesser der Zwischenplatte erfüllen. Nach beiden Seiten freilich hat man den Eindruck einer zweitheiligen Bildung, in welche sie ausläuft: die Prämandibularhöhle erscheint nämlich, wie es ja auch schon die Embryonen von *Raja batis* (Taf. 6 Fig. 10) auf Sagittalschnitten erkennen ließen, in vielen Fällen in zwei über einander gelegene Hohlräume geschieden, welche natürlich auf Querschnitten nicht über, sondern hinter einander gefunden werden. Dies ist doppelt interessant, weil es die große Ähnlichkeit nachweist, die in der Ausgestaltung der Prämandibularhöhle und der hinter ihr liegenden Mandibularhöhle besteht. Denn, wie die letztere bei *Raja* nicht als eine einzige große Blase auftritt, sondern als eine Anzahl kleinerer, hinter einander liegender, mehr oder weniger selbständiger Abschnitte, die lateralwärts kreisrunde Hohlräume aufweisen und nur ventralwärts, ähnlich wie bei *Torpedo*, zu einem gemeinschaftlichen Hohlraum des Seitenplattenschlauchs zusammenfließen, so zeigen auch die Prämandibularhöhlen in diesem Stadium zwei solche Hohlräume an ihrem lateralen Ende, welche später offenbar zusammenfließen zur Herstellung des Gesammtlumens der eigentlichen Prämandibularhöhle.

Bei dem Embryo VII 1, von 8 mm Länge, ist dann die eigentliche Prämandibularhöhle zu einer einheitlichen Blase zusammenge-

schmolzen und schickt sich an, eine eben so große Ausdehnung zu erreichen, wie bei *Raja batis.* Ob diese Ausdehnung nur auf das Conto der vorderen jener eben erwähnten Blasen (Taf. 7 Fig. 10) kommt, oder ob auch die hintere daran Theil nimmt, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, da auf der Hälfte der Ausdehnung von der Medianebene bis zur äußersten lateralen Wandung der Prämandibularhöhlen auf Sagittalschnitten die obere Wandung der großen Höhle eine Anlagerung zeigt, die, medianwärts sich erweiternd, auf dem Querschnitt als die hintere Abtheilung der Gesammtbildung erscheint. Auf den Sagittalschnitten ist sie es, welche durch die Zwischenplatte von einer Seite zur anderen sich fortsetzt und dabei ihr Lumen behält, während die vordere größere Blase zwar auch als Strang in der Medianebene zu erkennen ist, aber bei dem vorliegenden Embryo jedenfalls nicht mit einem durchgehenden Lumen versehen ist. Auf den Schnitten, die der Medianebene am nächsten liegen, sieht man auch bei diesem Embryo eine zellige Brücke zwischen diesem Strange, welcher die vorderen Abtheilungen verbindet, und der Kuppe des Vorderdarmes als letzten Rest des ursprünglichen Zusammenhanges der Zwischenplatte mit dem Vorderdarm (Taf. 7 Fig. 10).

n. *Raja asterias.*

Die schon bei Darstellung der Verhältnisse der Mandibularhöhle betonte Zerbrechlichkeit der Embryonen dieses Rochens macht die genaue Feststellung der Anlage und Entwicklungserscheinungen der Prämandibularhöhlen schwieriger, als bei den anderen Selachiern. Immerhin kann man erkennen, dass keine irgend wie wesentlichen Unterschiede gegenüber *Raja batis*-Embryonen vorkommen, so dass also keine neue Einsicht durch die Beschreibung des Thatbestandes bei *Raja asterias* gewonnen werden dürfte. Hervorheben möchte ich nur, dass der Strang zwischen Zwischenplatte und Ectoderm der Kopfbeuge resp. der späteren unteren Hypophysenbucht auch bei den Embryonen von *R. asterias* regelmäßig vorkommt und gleichfalls mit breiter Basis sowohl dem Ectoderm wie auch dem vordersten Theil des Mundentoderms anhaftet. Die Krümmung des Stranges ist aber sehr viel beträchtlicher als bei *Raja batis.*

Erwägungen über die morphologische Bedeutung der Prämandibularhöhlen.

Von allen Autoren, welche bisher die vexatissima quaestio des Vorderkopfmesoderms behandelt und erörtert haben, ist NEAL, wenn nicht der erfolgreichste, so doch einer der eingehendsten und kritisch schärfsten gewesen. In seiner Arbeit »The Segmentation of the Nervous System in *Squalus acanthias.* A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 31. 1898« behandelt er diese Fragen unter dem speciellen Titel »Somatic Value of the Pre-otic Mesoderm Segments« (pag. 187—207) und unterzieht alle bis zum Zeitpunkt der Niederschrift seiner eigenen Arbeit erschienenen früheren Arbeiten einer scharfen, zugleich aber unbefangenen und vorurtheilslosen Kritik, welche schließlich zu dem Ergebnis gelangt, dass NEAL im Großen und Ganzen sich den Auffassungen anschließt, die wir VAN WIJHE verdanken.

In meinen Untersuchungen über die »Occipitalsomite bei verschiedenen Selachier-Embryonen« (Studien 18 u. 21) habe ich gerade die von VAN WIJHE aufgestellten Auffassungen in mehr als einer Richtung bekämpft, hätte also schon damals Gelegenheit gehabt, auch die Arbeit NEAL's in den Kreis meiner kritischen Erörterungen zu ziehen. Ich habe davon absichtlich Abstand genommen, weil ich diese Erörterung erst vornehmen wollte, nachdem ich nicht nur die Occipitalsomite, sondern auch die prootischen Mesodermbildungen der Selachier-Embryonen in umfassender Weise bearbeitet haben und dadurch in den Stand gesetzt sein würde, meine eigenen Anschauungen auf möglichst breiter thatsächlicher Basis vorlegen zu können. Das ist bis zu gewissem Grade geschehen; es erwächst mir nun die Aufgabe, neben den früheren auch die NEAL'schen kritischen Erörterungen einer Prüfung zu unterwerfen und so weit als möglich festzustellen, wo ich dem amerikanischen Autor zustimmen, wo ich abweichen muss, oder wo es zweifelhaft bleibt, ob seine oder andere Auffassungen mit den durch diese neuen Untersuchungen erweiterten thatsächlichen Befunden im Einklang stünden.

Gleich in dem ersten Absatz seiner Darlegungen giebt NEAL einen Beweis seiner kritischen Umsicht und Unparteilichkeit, indem er sagt (pag. 187): »it seems to me not inconsistent with this purpose [scil. to discuss the nature of the neuromeric segmentation and the relations of neuromeres to other segmental structures] to inquire into the credentials of those mesodermal segments in the Selachian

head which van Wijhe in his famous paper considered of somatic value. The confirmation of their presence in *Squalus* given by Hoffmann and myself, while strengthening the belief in their permanency which has been greatly shaken by the discovery of more numerous segments in other Selachii (*Torpedo*) by no means demonstrates their somatic value«. (Hier macht Neal die Anmerkung: »it is a matter of great interest that the latest investigation upon *Torpedo* (Sewertzoff 1898) shows that the mesodermic segmentation in *Torpedo* and *Pristiurus* is the same. Thus van Wijhe's results receive repeated confirmation«.) Dann fährt Neal im Text fort: »The discrepancy in the results of investigators of the mesomeric, as well as of the neuromeric, segmentation most certainly justifies Rabl's complaint of the hasty way in which investigators have given mesodermal segments somatic value. In no question of morphology to-day is conservative judgment more needed«. Dass Neal also von vorn herein als eine erst zu erledigende Frage ansieht, ob die sog. vorderen Kopfhöhlen wirklich den morphologischen Werth von Somiten haben, bringt ihn zur Gegenüberstellung der von Marshall, van Wijhe, Killian, Hoffmann, Miss Platt und ihm selbst aufgestellten Argumente zu Gunsten und der Rabl'schen Argumente zu Ungunsten dieser Auffassung (l. c. pag. 188 u. 189). Weiter aber bespricht Neal den Gegensatz der Auffassung Kupffer's und einiger seiner Anhänger, welche die Mandibular- und Prämandibularhöhlen als umgewandelte vordere Kiemensäcke auffassen, gegenüber der großen Mehrzahl Anderer, die in ihnen Mesodermelemente sehen. Dann geht Neal zu der Frage über, ob die Prämandibularhöhlen und besonders auch die Zwischenplatte dorsale oder ventrale, d. h. also Urwirbel- oder Seitenplattenelemente darstellen. Neal stellt sich entschieden auf die Seite derjenigen, die in den beiden vorderen Kopfhöhlen ausschließlich mesodermale Bildungen sehen, und sagt (pag. 193): »The evidence obtained by me, which leads me unhesitatingly to accept the view of the first [i. e. van Wijhe] that the head somites are serially homologous with trunk segments, is as follows. I find the pre-otic mesodermal segments as described by van Wijhe (1882) most clearly defined by mesodermal constrictions or clefts in embryos of *Squalus acanthias* with 28 or 30 somites. They are so distinctly marked that they may be seen in whole specimens properly cleared, as well as in sections. Moreover, they are found to be the same on both sides of the embryo.« Und das letztere, von Neal offenbar als beweiskräftig angesehene

Argument bewegt ihn dann, die folgende Anmerkung zu machen: »An examination of some finely preserved embryos of *Torpedo ocellata*, kindly given me by my friend, Prof. A. N. Sewertzoff, leads me to agree with Sedgwick (1892) that this is not true of the mesoderm segments discovered by Dohrn (1890) in that form. Dohrn apparently did not endeavor to ascertain whether they were symmetrical or not. I am unable to determine, whether or not there is a correspondence of the mesodermal segments on the two sides of the head anterior to the one which, in my opinion, corresponds with the 15th segment of Dohrn. While my own negative conclusions cannot be regarded as in any sense disproof of the segmental value of Dohrn's segments, it is my opinion that the evidence of their variability shown by the conflicting results of Killian tends to throw considerable doubt opon it. Since Killian finds that of the anterior of these segments one is to be regarded as the sclerotome portion of a somite, while others are simply vesicular enlargements of the mesoderm of the mandibular arch, it is to be inferred that Dohrn subjected the head somites of *Torpedo* to little critical examination. To regard as evidence of somites all vacuolar spaces in the dorsal (and lateral!) mesoderm which appear between the somatopleure and splanchnopleure at the time these layers separate, seems to be too uncritical. Similar phenomena appear in the mesoderm of *Squalus* in those early stages of development, when the coelom is in the process of formation, viz. in stages when the neural plate is widely expanded and the embryo possesses 4 or 5 somites. Recent studies by Sewertzoff render still more doubtful the results of Dohrn and Killian«. Wie weit meine erste Darstellung der Somitenbildung des Kopfes von *Torpedo* unrichtig war, habe ich in der 21. Studie pag. 194 selbst ausgesprochen, habe dabei aber auch meine Reserven gegen die damals vorliegenden Einwürfe von Killian und Severtzoff gemacht, die Neal'sche Kritik indess noch nicht berücksichtigt. Um so mehr habe ich jetzt darauf einzugehen und werde es weiter unten thun, so weit Neal mich dessen nicht in eigner Person überhebt. Denn er geht auf pag. 195 dazu über, selbst Argumente aufzustellen, um die Unregelmäßigkeiten und Unvollständigkeit in der Bildung und Ausbildung der vorderen Mesodermbildungen, im Widerspruch gegen Rabl, zu erklären. So sagt er auf pag. 195: »Differences in time of development and of differentiation are to be expected when a comparison is made between the Anlagen of serial organs,

some of which become highly differentiated, while the others are becoming rudimentary.... It also follows, that the discontinuity in the development of the more anterior constrictions may be explained as in great measure due to degeneration.« Weiter unten werde ich diese Argumente noch wesentlich verstärken und auch weitere Beispiele dafür citiren, dass auch antimerische Ungleichheit auf diese Weise begreiflich wird, desshalb also um so weniger einen Gegengrund für meine Auffassung der *Torpedo*-Segmentation im Vorderkopf abgeben kann.

Neal prüft weiterhin die Stärke des Rabl'schen Gegengrundes, die Muskulatur der vorderen Kopfhöhlen entwickle sich anders als die der Rumpfmetameren, könnte also auch nicht mit ihnen homologisirt werden. Neal weist diese Gründe zurück — und durch weitere Argumente werde ich mich seinem Urtheile anschließen, dabei freilich noch mal darauf hinweisen müssen, dass die vordere Hälfte des M. rectus externus aus Zellmaterial der Mandibularhöhle hervorgeht, nicht aus dem der III. Kopfhöhle der Autoren, wie auch noch Neal meint. Bezüglich des M. obliquus superior werde ich eine von derjenigen Neal's einigermaßen abweichende Auffassung im Zusammenhang zu begründen haben.

Auf pag. 199 endlich giebt Neal eine ausführliche Darstellung seiner Anschauungen über den morphologischen Charakter der Prämandibularhöhlen. Zunächst weist er die Kupffer'sche Ansicht zurück, die Prämandibularhöhlen seien Ausstülpungen des wirklichen Entoderms, ständen somit auf dem morphologischen Niveau vorderer Kiemensäcke. Seiner ausführlich begründeten Ansicht nach handle es sich bei der Prämandibularzellmasse und ihren späteren Producten ausschließlich um dorsales Mesoderm, die Zwischenplatte aber sei in ihren mittleren Theilen undifferenzirtes vorderstes Chordagewebe, während die mehr seitlichen Theile derselben, wie schon Killian betont habe, Sklerotomen zu parallelisiren seien. Auch die aus der Lagerung der Zwischenplatte gegenüber den großen Blutgefäßen hergenommenen Argumente, wonach dieselbe ein ventrales Gebilde sein sollte, weist Neal ausführlich zurück, und schließlich corrigirt er auch die Behauptung Hoffmann's, die vom Oculomotorius innervirten Augenmuskeln entstünden sämmtlich aus dem unteren, hinteren »Fortsatz« der Prämandibularhöhlen, wennschon er nicht ganz sicher zu sein glaubt, »because of the complicated development and the secondary subdivisions of this cavity«. Dann folgt eine eingeschobene Erörterung über die richtige Deutung der

Augenmuskeln von *Ammocoetes*, und schließlich wird die »anterior head cavity« Miss PLATT's erörtert, wobei indess über die von Miss PLATT und HOFFMANN gebrauchten Argumente kaum hinausgegangen wird, wonach die, so weit bekannt, nur bei *Acanthias* und *Galeus* gefundene anterior head cavity »serially homologous with those behind« ist, und desshalb, wie in einer Anmerkung auf pag. 206 gesagt wird, besser als die eigentlichen Prämandibularhöhlen mit den Kopfhöhlen (vorderen Entodermtasche) des *Amphioxus* homologisirt würde. NEAL schließt diese Erörterungen auf pag. 206 mit dem »Summary«: »Neuromeres and somites show an exact numerical correspondence throughout the length of the embryo. The serial alternation of myelomeres and somites evinces the metamerism of the former, while the exact numerical correspondence of the encephalomeres and head somites appears equally convincing evidence of the metameric value of the encephalomeres. The head somites in *Squalus* are homologous with those described by VAN WIJHE for *Scyllium* and *Pristiurus*, and there is yet another anterior to these, viz: the ‚anterior' somite first seen by VAN WIJHE in *Galeus*. The somatic value of the post-otic head somites is indisputable. The pre-otic somites, five in all, are also in my opinion homodynamous with trunk somites. They are segments of the dorsal mesoderm (with the possible exception of the ‚anterior'), which, as exemplified in the third somite (VAN WIJHE's), becomes differentiated into myotome and sclerotome. While the ‚anterior' and the fourth somites become rudimentary and develop no muscle fibres, the eye muscles are differentiated from the median and lateral walls of the first, second and third. The eye muscles of Selachii are therefore somatic in their origin, not splanchnic, as has been held by HATSCHEK and KUPFFER. It will furthermore be shown, that the nerves wich supply them, are serially homologous with ventral spinal nerves.«

So weit die Wiedergabe der kritischen Darlegungen NEAL's. Welche Folgerungen er aus denselben für das Gesammtproblem gewonnen hat, sagt ein kleinerer Aufsatz, betitelt »The problem of the Vertebrate head«, den ich aber hier nicht weiter analysire. Es wird nun meine Aufgabe sein, im Hinblick auf die NEAL'sche Darstellung und im Anschluss an meine früheren »Studien«, besonders die 18., 21. und 22., meine eigne Auffassung des Vorderkopfmesoderms, speciell der Prämandibularhöhlen mit all ihrem Zubehör hier darzulegen.

Ich beginne mit der Discussion der Frage, ob, wie KUPFFER geglaubt hat, die vorderen Kopfhöhlen in der That homodynam mit

Kiemensäcken seien — eine ja auch von NEAL berücksichtigte, aber zurückgewiesene Auffassung. KUPFFER gewann diese Anschauung durch seine Untersuchung der *Ammocoetes*-Embryologie, ward aber durch die späteren Untersuchungen GOETTE's und KOLTZOW's widerlegt. Meine eigne Bearbeitung der *Ammocoetes*-Entwicklung schließt sich in ihren Resultaten durchaus denen der beiden, eben genannten Forscher an: obschon dieselbe, gerade mit Bezug auf die Mandibularhöhle und die Prämandibularhöhle, sehr ausführlich ausgearbeitet vor mir liegt, verschiebe ich dennoch ihre Publication, weil es mir noch nicht gelungen ist, in abschließender Weise die Homologisirung der Augenmuskeln und ihrer Nerven mit den Verhältnissen der Selachier durchzuführen, da es versäumt worden ist, im vergangenen Frühjahr die erforderlichen Zwischenstadien zu besorgen, die, wie KOLTZOFF und andern Autoren, auch mir noch fehlen. Ich kann aber so viel sagen, dass die Entwicklungsweise der beiden vorderen Kopfhöhlen bei *Ammocoetes* in keinem essentiellen Punkte von der der Selachier abweicht: in den Einzelheiten freilich sind beide gründlich verschieden, aber diese Verschiedenheit bezieht sich nicht auf phylogenetisch zurückliegende Verhältnisse, sondern auf die Abweichungen, welche wahrscheinlich durch die verschiedene Ausbildung und Functionirung der aus beiden Kopfhöhlen resultirenden Muskulatur hervorgebracht wird: bei der Prämandibularhöhle auf die mit der späten Ausbildung der Augenmuskeln zusammenhängenden Hemmungserscheinungen, bei der Mandibularhöhle auf all die Umwandlungen, welche durch die Ausbildung des Saugmauls, seiner Function als Pumpe und der damit im Zusammenhang stehenden Ausbildung des Velums bei den Cyclostomen verursacht werden. Sobald es mir gelungen sein wird, die Entwicklungsgeschichte der Augenmusculatur lückenlos bei *Ammocoetes* auszuarbeiten, werde ich meine Untersuchungen veröffentlichen und den Beweis zu führen suchen, dass die Abweichungen der gesammten Gestaltung des Vorderkopfes von *Ammocoetes* gegenüber den Selachiern sich bis in die Einzelheiten begreifen lassen unter Zugrundelegung der Auffassung, dass die Anpassung der Cyclostomen an halb parasitische Lebensweise für ihre anscheinend einfachere und primitivere, in Wirklichkeit aber reducirtere Organisation verantwortlich zu machen sei.

Werden aber die KUPFFER'schen Argumente, welche von der *Ammocoetes*-Entwicklung herrühren, zurückgewiesen, so verliert seine Anschauung, als handle es sich bei den beiden vorderen Kopfhöhlen um umgewandelte Kiemensäcke, jeden thatsächlichen Boden, denn

die Entwicklung bei den Selachiern ist so deutlich und klar, dass kein Zweifel darüber bestehen bleiben kann, dass die Elemente, aus denen die Mandibularhöhle sich aufbaut, also wahrscheinlich auch das Material der Prämandibularhöhle, aus denselben Quellen stammen, wie das ganze sog. axiale oder gastrale Mesoderm, d. h. aus den zelligen Elementen der sog. Mesodermfalte oder -rinne des Entoderms. Woher freilich in letzter Instanz diese zelligen Elemente der Mesodermrinne stammen, und ob ihr Zusammenhang mit dem Entoderm nicht nur ein appositioneller kein genetischer sei, ist eine andre Frage, die freilich auch schon oft genug discutirt aber noch nicht erledigt ist. Und eben so wie mit dem Mesoderm steht es mit der Chorda: denn die Entscheidung der Frage, ob in der That die Chorda je genetisch zum Entoderm gehört habe, muss davon abhängen, was man unter dem Ausdruck Entoderm versteht: ob ein in phylogenetisch früheren Epochen functionirendes Darmrohr, dessen gesammte Wandungen in die Functionirung des Darmrohrs als solches einbezogen waren, sei es auch nur zu irgend welcher Hilfsfunction der Verdauung, oder nur die mehr oder weniger einheitlich erscheinende innere Zellschicht der Embryonen, das sog. innere Keimblatt, dessen Einheitlichkeit mehr eine local-topographische, als eine genetische sein könnte. An den Wirbelthierembryonen, speciell den Selachiern, kann man nicht constatiren, es müsse mit Nothwendigkeit angenommen werden, die Chorda ginge aus Zellen hervor, die einstmals einem functionirenden Darmrohre angehört haben, deren Zellvorfahren also an der Verdauungsfunction directen Antheil genommen hätten: die Zellen, welche das Selachierdarmrohr *de facto* bilden, wachsen von den Seiten unter der Mesodermrinne und dem Chordaentoblast einander entgegen und verbinden sich erst in der dorsalen Mittellinie zum Rohr; das ganze Dach des Entodermrohres der jüngsten Embryonen nimmt daran keinen Theil und kann somit vielleicht auch durch Eingelagertsein in Zusammenhang mit dem Entoderm gerathen sein. Die Kiemensäcke der Selachier und andrer Wirbelthiere entstehen aber aus dem wirklichen Darmentoderm, nachdem dasselbe unter der Mesodermrinne und dem Chordaentoblast sich bereits in der dorsalen Mitte zusammengeschlossen hat; es besteht also ein nachweislich großer Unterschied zwischen den Mesodermausstülpungen des früh-embryonalen Entoderms und den Kiemensack-Vorwölbungen des späteren geschlossenen Darmrohrs — diesen Unterschied hat Kupffer übersehen, als er seine Hypothese von der Kiemensacknatur der Mandibular- und Prämandibularhöhle aufstellte.

Bei der Prämandibularhöhle verleitete ihn nun noch speciell der langdauernde, räumliche Zusammenhang, in welchem die ursprüngliche Zellmasse derselben mit dem Vordertheil des definitiven Darmes bestehen bleibt, und die Schwierigkeit, in diesen frühen Stadien einen Unterschied in der Werthigkeit der diese Masse zusammensetzenden Zellen festzustellen. Dass *Ammocoetes* für diese Feststellungen ein sehr viel ungeeigneteres Material bildet als z. B. die Selachier, ist Jedem klar, der beide Typen bearbeitet hat; wenn trotzdem die Morphologen ein besonderes Gewicht auf die Eruirung dieser Verhältnisse bei *Ammocoetes* legen, so gründet sich das auf die noch immer fast allgemein festgehaltene Auffassung der »primitiven Form«, die man in den Cyclostomen vor sich zu haben glaubt. Es ist zwar nicht zu leugnen, dass im letzten Jahrzehnt sich langsam ein Umschwung anzubahnen begonnen hat: viele Autoren fangen an, der Eine hier, der Andere da, die Einflüsse der parasitischen oder der limnicolen Lebensweise auf die Organisation der Petromyzonten zuzugestehen, und manch Einer sieht die reducirende Wirkung derselben auch schon in der Entwicklungsweise. Aber noch stehen zu viele und zu compacte, traditionelle Anschauungen im Wege, um den ganzen Umfang dieser Reductionen anzuerkennen, die alle erst weggeräumt werden müssen, ehe an einen Ausgleich zwischen der Tradition und denjenigen Grundanschauungen zu denken ist, die den Verfasser dieser »Studien« seit Jahrzehnten zum Gegner der ersteren gemacht haben. Auch KUPFFER verfiel in besonderem Grade dem Glauben, bei der Untersuchung des *Ammocoetes* relativ primitive Zustände vor sich zu haben, was ihn auch dazu verleitete, einen Lobus impar olfactorius als Ursprung der Monorhinie, in der Hypophyse den Urmund, in der Prämandibularzellmasse vordere Kiemensäcke und in der außergewöhnlich umfangreichen und complicirten Gestaltung der Mandibularhöhle und des Stomodäums weitere Reste vorderer Kiemensäcke zu erblicken. Hätte er statt dessen am Kopfe der Cyclostomen eine weit ausgedehnte Wirkung theils reducirender und theils umformender Einflüsse halb parasitischer Lebensweise gesehen, so würde er wohl in vielem scheinbar Primitiven Reducirtes und in anderen Abweichungen von dem bei Selachiern und anderen Vertebraten Herkömmlichen Neugestaltungen der specifischen Cyclostomennatur erblickt haben, deren frühzeitiges Auftreten bei den Larven in der veränderten Lebensweise derselben ihre ausreichende Erklärung finden dürfte. Indessen ist hier nicht der Ort, eine phylogenetisch-morphologische Analyse der Cyclostomenorganisation vor-

zunehmen, und so wende ich mich von der, auch schon durch die eingehende Kritik KOLTZOFF's als widerlegt anzusehenden Hypothese KUPFFER's ab, um die Erörterung der Fragen des morphologischen Werthes der Mandibular- und Prämandibularhöhlen als ausschließlich mesodermaler Bildungen vorzunehmen und dabei den Punkt speciell ins Auge zu fassen, mit welchem auch NEAL seine Erörterungen begann: ob die Mandibular- und die Prämandibularhöhlen nur je einem Somit gleichzusetzen seien, ob in ihnen dorsale oder ventrale Bildungen vorlägen, und welche morphologische Bedeutung den PLATT'schen Kopfhöhlen zuzuerkennen sei?

Bei der Erörterung dieser Fragen stehe ich von vorn herein auf einem anderen Standpunkt, als die meisten meiner Vorgänger, speciell NEAL und VAN WIJHE. Das ergiebt sich aus den Darlegungen, welche in der 18. und 21. Studie über die Occipitalsomite von mir gegeben wurden. Ich sehe die räumliche Trennung der Somite in den Stadien vom Beginn der ersten Urwirbelbildung bis zur Ausbildung wirklicher, wenn auch noch embryonale Structur aufweisender Muskelfasern nicht als absolut beweisend für das ursprüngliche Vorhandensein gerade so vieler Somite an, als beobachtbare, ganz von einander getrennte Urwirbel oder Somite resp. Somiten gleichgesetzte vordere Kopfhöhlen in die Erscheinung treten. Mit anderen Worten: ich bin davon überzeugt, dass Somitenverschmelzung in reichem Maße im Kopfe der Selachierembryonen Platz greift, und dass die VAN WIJHE'sche Regel, der zufolge die Länge der Somite vom Schwanz, wo die Somite am kürzesten sind, nach dem Kopfe zu allmählich zunähme, so dass das Mandibularsomit am längsten sei, nicht zutreffe, weil eben im Kopfe und ganz besonders im Mandibularsomit in ausgedehntem Maße diese Verschmelzung stattfindet. Ich habe diese Auffassung in dem Schlusscapitel der vorigen Studie auf pag. 108 ff. ausführlich begründet und dabei besonderen Nachdruck darauf gelegt, dass die ganze Gleichstellung der III. Kopfhöhle, der Mandibularhöhle und der Prämandibularhöhle mit je einem Somit im Wesentlichen auf schematischen, den auf vergleichend-anatomischem Wege gewonnenen Thatsachen angepassten Argumenten ruhe, die einer eingehenden, auf ontogenetischer Forschung beruhenden Kritik nicht Stand hielten. Und da, wenn ein altes Gebäude einem neuen Platz machen soll, zunächst das alte abgetragen werden muß, so will ich jetzt daran gehen, gestützt auf die in den vorliegenden beiden Studien dargelegten und auf eine Reihe anderer, noch nicht mitgetheilter Forschungen, so weit als nöthig das alte Mauerwerk einzureißen.

Die van Wijhe-Neal'sche Kopfauffassung machte es nothwendig, in jedem der drei von ihnen angenommenen, vorderen Kopfsomite einen, den Myotommuskeln der Occipital- und Rumpfgegend gleich gearteten Muskel zu suchen, welcher wie diese von ventralen Wurzeln aus innervirt würde. So ward der Rectus externus zum Myotommuskel der III. Kopfhöhle, der Obliquus superior zu dem der Mandibularhöhle gemacht, während betreffs der übrigen Augenmuskeln eine fortdauernde Unsicherheit bestehen blieb, ob sie als Repräsentanten von Myotom- oder Seitenplattenmuskeln anzusehen seien. Dem Rectus externus gehörte der Abducens als ventrale Wurzel an, zur ventralen Wurzel des Myotommuskels der Mandibularhöhle wurde per fas et nefas der Trochlearis gepresst, und der Oculomotorius stellte den Beweis dafür her, dass die übrigen Augenmuskeln zu einem Somit und zwar dem dorsalen Abschnitt eines Somits, das keine ventralen Seitenplattentheile besäße, gehörten. Auf diese Construction läuft schließlich die Überzeugung hinaus, dass damit die dauernde Lösung des »Kopfproblems« gegeben sei.

Ich habe bereits in der 21. Studie nachdrücklich an dem Glauben gerüttelt, dass der M. rectus externus ausschließlich der III. Kopfhöhle entstamme, und habe in der 23. Studie für fast alle darin behandelten Selachier den Beweis geliefert, dass er zu großem Theile aus Abschnitten der Mandibularhöhle hergestellt werde. Am deutlichsten ließ sich das bei den Embryonen von *Torpedo* und *Scyllium* nachweisen, bei denen man den vordersten, dem sich formenden Augapfel dicht angelagerten Theil des Rectus externus schon zu einer Zeit unterscheiden kann, in der eine Trennung des nach oben, vorn und außen gerichteten Fortsatzes, aus welchem der Obliquus superior hervorgeht, vom Körper der gesammten Mandibularhöhle noch gar nicht stattgefunden hat. Um diese Zeit ist also der frontalst gelegene Abschnitt der inneren proximalen Wandung der ganzen Mandibularhöhle als Stück des späteren M. rectus externus bereits zu erkennen, und es ist gar nicht schwer, in den weiteren Stadien sich zu vergewissern, dass dieses vorderste Stück der Mandibularhöhle in der That die Insertion des ganzen Muskels an dem Augapfel vermittelt. Wenn aber das vorderste Stück der Mandibularhöhlenwandung den Insertionspunkt des ganzen Muskels liefert, so muss nothwendiger Weise die übrige Partie der Wandung der Mandibularhöhle dazu beitragen, denjenigen Theil der Fasern des Muskels zu liefern, welcher zwischen diesem Insertionspunkt und dem Theil gelegen ist, welcher caudalwärts von dem Ganglion Gasseri sich

bildet und somit in der That zum größeren Theil aus Elementen der III. Kopfhöhle sich aufbaut. Und man kann sehr genau controlliren, dass dies wirklich der Fall ist: denn man sieht die Fasern des vorderen Theils des Rectus externus aus der hinteren Wandung der Mandibularhöhle entstehen und sogar bis an und um das G. Gasseri herumgehen, wo sie sich dann an die Fasern anschließen, welche von hinten caudalwärts her nach vorn zu wachsen, so dass das G. Gasseri um diese Zeit die Grenze zwischen den Muskelfasern der III. Kopfhöhle und denen der Mandibularhöhle bildet, welche also beide zum Aufbau des Gesammtmuskels zusammenwirken.

Innervirt werden beide Theile dieses Muskels durch Fasern des Abducens, die weit nach vorn vorwandern.

Was wird nun aus der Auffassung, dass der Rectus externus der Myotommuskel der III. Kopfhöhle, der Obliquus superior aber der der Mandibularhöhle sei? Entweder die Mandibularhöhle hat zwei Myotommuskeln — und dann müsste erst festgestellt werden, welchem von beiden der typische Charakter zukäme — oder die III. Kopfhöhle hat eine Invasion in das Gebiet der Mandibularhöhle vorgenommen, wobei sie den eigentlichen Myotommuskel, d. h. den Obliquus superior ganz aus seiner typischen Lage verdrängt und sich selbst an seine Stelle gesetzt hätte. Etwas Ähnliches hat man früher auch offenbar angenommen, um begreiflich erscheinen zu lassen, dass ein Muskel, dessen Ursprungsstätte die III. Kopfhöhle sein sollte, deren vorderstes Ende noch hinter dem G. Gasseri gelegen ist, doch dazu gelangt, seine Insertion am äußeren Rande des Bulbus oculi zu finden. Um zu dieser Insertion zu gelangen, musste entweder die III. Kopfhöhle sich weit nach vorn verschieben, oder der Bulbus sich nach hinten beugen, oder beides zugleich geschehen. Untersucht man auf mittleren Stadien von ca. 20—30 mm Länge Selachierembryonen auf die Beschaffenheit des Rectus externus, so wird man fast immer finden, dass dieser Muskel in seiner Mitte einen Winkel macht, so dass die Fasern des vorderen Theils meist quer auf die Sagittalebene des Embryos gerichtet sind, die hinteren aber derselben mehr oder weniger parallel laufen. In der weiteren Entwicklung verkürzt sich die hintere Partie immer mehr, bis beinahe die Gesammtheit der Fasern nach der Seite, d. h. von innen nach außen gerichtet erscheint. Es lässt sich hieraus entnehmen, dass der wesentlichste Abschnitt des Rectus externus derjenige ist, welcher sich aus den Bestandtheilen der Mandibularhöhle aufbaut, und dass die Quote, welche die III. Kopfhöhle dazu liefert, sich im

Laufe der Ausgestaltung des Muskels immer mehr verringert. In der That kann man die Abnahme der hinteren, aus der III. Kopfhöhle resultirenden Theile des Muskels direct beobachten und sich überzeugen, dass diejenigen Abschnitte der III. Kopfhöhle bei *Torpedo*, welchen der Hyoidschlauch als Seitenplatte anfänglich zugehört, bei der Umwandlung in Muskelfasern schon von vorn herein den Kürzeren ziehen und, je weiter die Entwicklung vorschreitet, um so mehr ausgeschaltet werden, so dass die vordere Abtheilung, welche ursprünglich mit dem Mandibularschlauch in genetischen Beziehungen steht, an der Muskelbildung vorwiegenden Antheil nimmt und behält. Diese Erscheinung hat auch nichts Auffallendes; im Gegentheil: hat man sich mal erst von dem Vorurtheil befreit, als könne der Rectus externus nicht Myotommusculatur der Mandibularhöhle enthalten, weil er das Myotom der III. Kopfhöhle sei, der Obliquus superior aber der der Mandibularhöhle, so gewinnt eine andere Vorstellung Raum, die sich mit den übrigen Erscheinungen der Vorderkopfentwicklung viel besser abfindet: dass der Rectus externus der letzte Rest der von der Occipitalmusculatur ausgehenden, bis in die Prämandibularhöhle hineinreichenden Körpermusculatur sei, der durch die allmählich fortschreitende Schädelbildung überflüssig geworden und nur durch seine secundär erlangte Beziehung zum Auge, in dessen Nachbarschaft die vorderen Theile dieser Myotommusculatur Insertion gefunden, vor dem völligen Untergange bewahrt geblieben sei. Dann begreift sich, dass diejenigen Myotome, welche dem Auge zunächst lagen, also nebensächlich auch für seine Bewegung sorgen konnten, erhalten blieben und sogar eine specifische Ausbildung erfuhren, dass aber alle übrigen entbehrlich wurden und nun schon im Embryo, die einen früher, die anderen später, ihre Rückbildung antraten. So gehen also das van Wijhe'sche IV. und V. Somit sofort zu Grunde und bilden nur noch Mesenchym, auch die vordersten Occipitalsomite nehmen, wenn auch graduell verschieden, an diesem Rückbildungsprocess Theil; weiter nach vorn zu aber erleidet das van Wijhe'sche III. Somit eine von seinem hinteren Abschnitt anfangende, bis an seine vordere Partie sich ausdehnende Reduction seiner eigentlichen Myotomnatur. Es ist das also nicht auffallend, sondern nur ein Theil einer sehr begreiflichen, in innerem Zusammenhang stehenden Gesammterscheinung.

Auffallend an dieser ganzen Geschichte ist nur Eines: die Innervation des Rectus externus in seiner ganzen Länge und Dauer durch den N. abducens. Es muss auffallen, dass die Ursprungs-

localität dieses Nerven so weit rückwärts liegt, und es muss zugleich auffallen, dass derjenige Theil des Rectus externus, welcher aus den Myotomen der Mandibularhöhle resultirt, nicht entweder einen eigenen, zwischen Abducens und Oculomotorius entspringenden Nerven besitzt oder von Zweigen des letzteren innervirt wird. Aber schon in der 18. und 21. Studie habe ich auf den Umstand hingewiesen, dass ein rücklaufender Ast des Abducens bei *Heptanchus* bis in die Occipitalmyotome gefunden wird. Auf diese merkwürdige Erscheinung hatten schon Miss PLATT und NEAL in ihren Untersuchungen über die Entwicklung des Abducens bei *Acanthias* hingewiesen, wo freilich dieser rücklaufende Ast bei Weitem nicht die Ausdehnung erkennen lässt, die er bei einem Embryo von *Heptanchus* besitzt. NEAL hat schon die Consequenz dieser Erscheinung gezogen und sieht im Abducens den ventralen Nerven nicht nur für die III. Kopfhöhle, sondern auch für das andere, dahinter liegende, aber nunmehr außer Function getretene Somit. NEAL stellt sich vor, da die Ursprungskerne des Abducens sich in dem Encephalomer VII befinden und doch einen Muskel innerviren, der ursprünglich zu dem IV. Encephalomer gehöre, »that the ventral root of a post-otic somite has been substituted for the pre-otic ventral nerve, which once innervated somite III«. Diese Vorstellung hat sehr viel für sich und deckt sich mit der von mir festgehaltenen, dass ursprünglich für all die Urwirbel des Vorderkopfes, welche bis zu und in der Prämandibularhöhle vorhanden waren, eigene ventrale Nerven bestanden haben müssen, die aber successive in ihren peripherischen Theilen verschmolzen, in ihren Wurzeln aber ausfielen, je nachdem die Bedeutung und Functionirung der von ihnen von Hause aus versorgten Muskulatur durch den Concentrations- und Solidificationsprocess des Schädels verringert ward. Dass sowohl vor wie hinter der Abducenswurzel andere ventrale Wurzeln ausgefallen sind, ist eine Annahme, die zwar durch keine directe Beobachtung erhärtet wird, die aber in der Unregelmäßigkeit, mit der die ventralen Wurzeln der vorderen Occipitalsomite auftreten (vgl. 18. Studie!), vollkommene Analogie findet. Und da bis zu den vorderen Occipitalmetameren die Reduction aller dieser, einer früheren größeren Beweglichkeit dienenden Muskeln zurückgreift und dort noch in schwankenden Dimensionen auftritt, so hat es durchaus nichts Widersinniges, zu glauben, dass in früheren Perioden ähnliche Reductionen vor den Occipitalmetameren in ähnlich schwankenden Verhältnissen bestanden, und dass die Ungleichheit in der Zahl der Wurzelstränge des Abducens

und die weit auslaufende, nach vorwärts bis zur Mandibularhöhle und nach rückwärts bis zum M. subspinalis reichende peripherische Verbreitung des Abducens Zeugnis davon ablegen, derselbe sei nur der Rest eines metamerisch vollständigen Systems ventraler Nerven, die zu den früher hier bestanden habenden Myotommuskeln gehörten, nicht aber der von Anfang an einheitlich angelegte, dem einheitlich aufgefassten Rectus externus zugehörige ventrale Nerv, wie es die vergleichende Anatomie lehrte.

Wenn nun aber auch durch den Nachweis, dass ein bestimmter Abschnitt der inneren Wandung der Mandibularhöhle in ihrer ganzen caudal-frontalen Länge in die Bildung des M. rectus externus aufgeht und unter die Innervation des Abducens geräth, die bisherige Tradition beseitigt wird, der zufolge dieser Muskel und dieser Nerv nur die Repräsentanten des III. Somites seien, so ist damit doch noch nicht bewiesen, dass sowohl die Mandibularhöhle, als auch die III. Kopfhöhle VAN WIJHE's jede mehrere Ursomite in sich vereinigen. Das übliche, von VAN WIJHE bis KOLTZOFF geltende Schema ist zwar zerbrochen, aber für die von mir festgehaltene Auffassung der Polymerie beider Kopfhöhlen ist noch kein ausschlaggebendes Argument beigebracht.

Freilich, wer in dem Obliquus superior einen Myotommuskel der Mandibularhöhle erblickt, der wird schwerlich umhin können, sobald er sich von dem factischen Ursprung des vorderen Theils des Rectus externus aus Wandungszellen der Mandibularhöhle überzeugt hat, zuzugeben, dass wenigstens zwei Myotommuskeln derselben angehören — und wenn er den Abducens als den ventralen Nerv auch dieses vorderen Theils des Rectus externus, somit der Mandibularhöhle, anerkennen muss, so wird er den Trochlearis, den Nerven des Obliquus superior, als einen zweiten »ventralen« Nerven der Mandibularhöhle hinnehmen müssen. Mit der primitiven »Einheitlichkeit« der Mandibularhöhle als Repräsentant eines Somites resp. Metameres kommt er also auf jeden Fall in beträchtliche Schwierigkeiten. Um so mehr aber wird er sich vielleicht weigern, auch in der III. Kopfhöhle ein aus mehreren Urwirbeln componirtes Gebilde anzuerkennen. Einem solchen Widerspruch gegenüber beziehe ich mich auf meine Darstellung des Kopfmesoderms und seiner Entwicklung bei *Torpedo marmorata* und *ocellata*, wo von Hause aus eine beträchtliche Zahl kleinerer Urwirbel unterschieden werden können, und auf die Erörterungen im letzten Abschnitt der vorhergehenden Studie.

Diejenigen Autoren, welche, außer mir, ihre besondere Aufmerksamkeit den Verhältnissen der *Torpedo*-Entwicklung zugewendet haben, sind SEVERTZOFF und FRORIEP. Auf beider Arbeiten habe ich schon früher Bezug genommen: auf die von SEVERTZOFF in den Studien 18—21, auf FRORIEP's in der 22. Studie. Wie KILLIAN hatte auch SEVERTZOFF meine in der 15. Studie gegebene Auffassung des Vorderkopfmesoderms von *Torpedo* berichtigt, zugleich aber auch seinerseits eine andre Auffassung desselben gegeben, die zwar auch von dem VAN WIJHE'schen Schema abwich, aber eine vermittelnde Linie einhielt. Mein in der 15. Studie gemachter Fehler erleichterte es allen Denen, welche aus diesem oder jenem Grunde der Annahme einer Vielzahl der Vorderkopfsomite feindlich waren, auch die übrigen in jener Studie gemachten Angaben bei Seite zu setzen oder meine spätere Anerkennung des gemachten Fehlers zugleich als eine Desavouirung eben dieser sonstigen Angaben hinzustellen.

Ich denke, durch die 18.—21. Studie und durch die beiden hier gebotenen Zusammenstellungen über Mandibular- und Prämandibularhöhlen hinreichende Klarheit gebracht zu haben, wie weit ich meine früheren Angaben aufrecht halte und wie weit ich sie durch erneute und erweiterte Beobachtungen corrigire und ersetze. Es ergiebt sich daraus aber auch, dass ich mit den Auffassungen SEVERTZOFF's, sowohl was die thatsächliche Grundlage der Beobachtungen als auch ihre Deutung angeht, nicht übereinstimme.

Freilich steht SEVERTZOFF betreffs der Auffassung der VAN WIJHEschen III. Kopfhöhle schon auf einem vermittelnden Standpunkte, indem er sie aus zwei Urwirbeln zusammengesetzt sein lässt. Principiell ist auch damit wieder das Schema zerbrochen, welches nur ein Somit als III. Kopfhöhle zuließ. Denn, falls die als Blase eine Einheit vorstellende III. Kopfhöhle der Squaliden doch durch Verschmelzung zweier Somite entstanden angenommen werden muss — welche Schranke bleibt dann gegenüber der Vermuthung, dass auch die, um Vieles größere Mandibularhöhle gleichfalls durch Verschmelzung einer noch größeren Zahl entstanden zu denken sei? Nun ergeben meine, an einem noch sehr viel ausgedehnteren Material, als SEVERTZOFF zu Gebot stand, angestellten Beobachtungen über erste Anlage und spätere Entwicklung des Rectus externus bei *T. ocellata* und *marmorata*, dass seine hintere Hälfte von Hause aus drei Urwirbeln entspricht, und dass sie bei der weiteren Entwicklung als gesonderte, unregelmäßig geformte, kleine blasenförmige Körper auftreten (Taf. 2 Fig. 10, 16—18), deren Sonderung noch auf ihre ur-

sprüngliche Individualität als Urwirbel zurückschließen lässt. Wenn SEVERTZOFF nur von zwei, in die III. Kopfhöhle aufgegangenen Somiten oder Urwirbeln wissen will, so darf man immerhin nicht außer Auge lassen, dass seine Schätzung doch nicht ganz unbeeinflusst von subjectiven Elementen geblieben ist und bleiben konnte. So klar bestimmt und von einander getrennt wie die Kügelchen einer Perlenkette sind natürlich die Urwirbel nirgends, auch nicht einmal am Rumpf: am Kopf und am Vorderkopf aber sind sie es um so weniger, als neben vielfältigen anderen Gründen eine besondere einschränkende Bedeutung derjenige Process auszuüben scheint, den man kurzweg die Hirn- und Kopfbeuge nennt, dessen eigentliche Bedeutung aber wohl noch nicht erschöpfend aufgefasst und dargestellt worden ist. Will man über die ursprünglichen Verhältnisse des Vorderkopfmesoderms Aufschlüsse möglichst directer Art haben, so muss man entweder auf Sagittalschnitte von Embryonen zurückgreifen, in denen noch gar kein Anfang zur Hirn- und Kopfbeuge gemacht ist, oder man muss den allmählich vor sich gehenden Verlauf dieses Processes ins Auge fassen und auf die Veränderungen achten, welchen das Kopfmesoderm während desselben ausgesetzt ist. Man wird dann finden, dass Andeutungen zahlreicherer Einkerbungen des dorsalen Randes der Mandibularpartie des Kopfmesoderms bestehen, zwischen denen leichte Wölbungen sich finden; vergleicht man diese Einkerbungen und diese Wölbungen mit den weiter caudalwärts liegenden, bereits sichtlich individualisirten Urwirbeln, so wird es nicht schwer sein, in den Wölbungen die letzten Andeutungen ähnlicher Abschnitte, in den Einkerbungen aber die letzten Reste ihrer früheren Trennung zu gewahren, zumal da die Distanz dieser Einkerbungen von einander und die Länge dieser Wölbungen gerade mit der Größe der eigentlichen Urwirbel am Rumpf- und Hinterkopf harmoniren. Dass eine Somitverschmelzung principiell nicht in Abrede gestellt werden kann, glaube ich durch meine ausführlichen Angaben und Darstellungen der Verhältnisse der Occipitalgegend in der 18. und 21. Studie bewiesen zu haben: die Motive einer solchen Verschmelzung wurden gefunden in der zunehmenden Concentration und Solidification der hinteren Schädelgegend, welche das Bestehen separater Beweglichkeit der ursprünglich vorhandenen Myotome überflüssig macht, somit auch ihre embryonale Recapitulation allmählich aufhebt. Gerade in diesem Sachverhalt sah ich auch einen entscheidenden Gegengrund gegen die Annahme von einer principiell festzuhaltenden

Größenzunahme der Somite vom Rumpf her gegen den Kopf: was sollten größere Somite und Myotome bedeuten, wo es sich doch nur darum handelt, schon im Embryo ihre Auflösung zu Mesenchym zu constatiren? Ganz im Gegentheil hielt ich die Herstellung dieser anscheinend größeren Urwirbel für ein erstes Anzeichen ihrer Rückbildung, d. h. der Verschmelzung einer ursprünglich größeren Zahl, die, je weiter vorn am Kopf sie gelegen, um so weniger Aussicht für gesondertes Bestehen und gesonderte Muskelcontraction hatten. Und hiermit im Einklang stand die auch von allen übrigen Autoren bestätigte Auflösung der IV.—VI. van Wijhe'schen Somite, die sicherlich einstmals als getrennte Urwirbel bestanden und getrennte Muskeln gebildet hatten: dass sie zu Grunde gingen und schon im Embryo nicht mehr dazu gelangen, Muskelfasern anzulegen, bedeutet nur einen weiteren Schritt auf der Bahn, die mit der Verschmelzung betreten war; und wenn wir nun sehen, dass auch die hinteren, im III. Kopfsomit van Wijhe's enthaltenen primitiven Urwirbel während der definitiven Ausgestaltung des Rectus externus schon in frühen Embryonalstadien an dieser Auflösung participiren, so kann das nicht weiter Wunder nehmen: es ist die Consequenz derselben durchgreifenden Ursache und würde wahrscheinlich nach vorn bis an das äußerste Somit der Mandibulargegend weiter gewirkt haben, hätte sich nicht in der Beweglichkeit des Bulbus — die freilich auch nur secundär und allmählich sich ausbildete — ein Motiv gefunden, welches die vorderen Myotome dieser ganzen Reihe vor völligem Zugrundegehen bewahrte, wenn auch ihre uranfängliche Erscheinung sich so sehr veränderte, dass es heute nur wenig Morphologen geben wird, die ohne ein gelindes Erstaunen das Resultat dieser morphologisch-phylogenetischen Untersuchungen hinnehmen dürften: der M. rectus externus oculi repräsentire —7 Myotome, welche in bereits concentrirter Anlage in den van Wijhe'schen III.—II. Somiten enthalten seien.

Severtzoff, dessen Beobachtungs- und Deutungsresultate auch noch kürzlich von Koltzoff in seiner inhalt- und gedankenreichen Arbeit über *Ammocoetes* als Appellinstanz gegen meine polymerischen Tendenzen verwendet werden, steht nun aber, was die Deutung der Mandibularhöhle betrifft, auf einem von dem meinigen sehr abweichenden Standpunkt, in so fern er der Mandibularhöhle überhaupt jeden Antheil an Myotommuskulatur abspricht und in allen ihren Muskelproducten nur viscerale Elemente anerkennen will. Zu diesen Consequenzen ist Severtzoff getrieben durch denselben

Beobachtungsfehler, welcher schon von all seinen Vorgängern bis hinauf zu MARSHALL gemacht worden ist, und der nur in gewisser, aber nicht ausreichender Weise von Miss PLATT vermieden ward: in dem Übersehen der eben erörterten fundamental wichtigen Thatsache, dass der Rectus externus der Myotommuskel all der in der Mandibularhöhle verschmolzenen Urwirbel ist. Dass Miss PLATT allein von allen früheren Untersuchern den wirklichen Thatbestand erkannt, aber nicht in seiner vollen Bedeutung gewürdigt und desshalb auch leider in unzureichender Weise dargestellt hat, habe ich schon in der 21. Studie (l. c. pag. 208) anerkannt[1]: wäre dieser Fehler nicht so

---

[1] Die Darstellung, welche Miss PLATT von der Entwicklung der drei vorderen Kopfhöhlen von *Acanthias* giebt, ist in der That keine glückliche gewesen. Die Abbildungen sind zwar Reconstructionen, aber als solche so wenig plastisch und durch so viel Umrisse und Grenzlinien nur angedeuteter Körpertheile durchzogen, dass es selbst einem in diesen Verhältnissen wohlbewanderten Auge schwer fällt, die Linien und Umrisse durch plastische Einbildungskraft zu ergänzen. Nun kommt aber noch hinzu, dass die Buchstabenbezeichnung mehrfach fehler- oder mangelhaft ist, wie z. B. auf Taf. VI Sec. 10 die Buchstabenbezeichnung »*mus 2*« fehlt, auf welche im Text, pag. 84, verwiesen wird, während nur »*mus e*« sich an einer Stelle findet, welche offenbar den von der Mandibularhöhle gebildeten Theil des Rectus externus bezeichnen soll, so wenig plastisch die ganze Abbildung auch ist. Von diesem Muskel heißt es auf pag. 85: »... the muscle *mus e* has become greatly enlarged; it continues the line of the external rectus muscle which is now forming from the walls of the t h i r d cavity. These two muscles are so intimately connected that for some time I believed the mandibular cavity to take part with the t h i r d in the formation of the external rectus muscle.« Dann beschreibt Miss PLATT die Veränderungen, welche von dem Stadium von 16 mm bis zu dem von 22 mm sich zutragen. Dabei heißt es auf pag. 86: »... the visceral part of the mandibular cavity has now become entirely severed from the remainder of the cavity ... The dorsal part of the cavity is now represented by a solid mass of cells, forming anteriorly the superior oblique muscle, posterior the muscle marked *mus e*. The connection between these two muscles has been almost obliterated in the region where the ramus ophthalmicus profundus trigemini crosses the mandibular cavity in passing from the Gasserian ganglion, which is situated lateral to the cavity. The third head cavity has become completely filled by muscle cells that have migrated to the centre of the cavity from its inner wall, as shown in sec. 5. Pl. V. This section also shows the peculiar relation existing between the external rectus muscle, now forming in the third head cavity and the mandibular muscle *mus. e*. If this cross-section be compared with a similar section through an older embryo, represented in sec. 6 it will be seen that were the cells of the mandibular muscle *mus e*, to fuse with those of the third head cavity (ext. rect.) at the stage represented by sec. 5 the resulting muscle would closely resemble in shape the external rectus of sec. 6. I am convinced, however, that such a fusion does not take place, for the limiting wall of the third head cavity can be traced until the

allgemein gemacht worden, wir hätten schon längst einen Ausweg aus dem Labyrinth der Deutungen gefunden, die ohne diese Erkenntnis nothwendiger Weise unvollständig und widerspruchsvoll ausfallen mussten.

---

muscle here formed comes to occupy the entire place once occupied by the cells of the two muscles. The cells of the mandibular muscle gradually yield their place to those of the third head cavity and are ultimately lost in general mesoderm.«

Ich bin leider nicht im Besitz einer hinreichenden Zahl von *Acanthias*-Embryonen, um diese Darstellung Schritt für Schritt controlliren zu können, aber ich kann mich auf die Verhältnisse anderer Selachier-Embryonen beziehen und glaube, für dieselben den letzten Theil der Angaben von Miss PLATT in Abrede stellen zu können. Wenn man z. B. Horizontalschnitte von *Scyllium canicula* von 13 mm Länge prüft, so sieht man ziemlich deutlich auf mittlerer Höhe der noch beträchtlich blasenförmigen Mandibularhöhle an ihrer inneren Wandung die lebhaft vor sich gehende Bildung von Muskelfasern. Man kann diese Bildung bis an die vorderste Grenze der Mandibularhöhle verfolgen, wo die fingerförmige Ausstülpung oder Verlängerung des späteren Obliquus superior noch durchaus mit der Gesammtmandibularhöhle verbunden ist. Rückwärts kann man die Bildung dieser Muskelfasern bis an das hintere Ende der Mandibularhöhle eben so sicher verfolgen und dann bemerken, dass diese Fasern in gleicher Weise von der vordersten Kuppe der III. Kopfhöhle an sich in derselben finden. Die Bildung der Muskelfasern ist also gleichzeitig in beiden Kopfhöhlen. Dies ist an sich schon wesentlich für die Frage nach dem morphologisch-phylogenetischen Werth dieser Bildungen, denn selbst wenn die Muskelfasern der Mandibularhöhle an der dauernden Formation des Rectus externus keinen Antheil behielten, so wären sie doch von Anfang an da und müssten morphologisch begriffen und rubricirt werden — und da bliebe nichts übrig, als sie für Myotomfasern zu erklären. Aber bei *Scyllium* kann man sich mit der größten Sicherheit davon überzeugen, dass von einem Zugrundegehen des mandibularen Antheils des Rectus externus keine Rede ist, da man Schritt für Schritt die stärkere Verdickung der Masse und die Bildung der einzelnen Fasern innerhalb dieser Masse constatiren kann, während gleichzeitig die aus der III. Kopfhöhle stammenden Muskelfasern immer näher an die der Mandibularhöhle aufrücken und zugleich von hinten her sparsamer werden, bis schließlich die ganze Muskelmasse keinen Unterschied mehr darbietet.

Was Miss PLATT bei *Acanthias* gesehen, vermag ich nicht zu beurtheilen: sie hat so viel Beobachtungsschärfe, dass gewiss irgend ein Umstand da sein wird, der ihre Darstellung erklärlich macht, zudem da auch LAMB (TUFT's College Studies No. 27 1902 pag. 285) in einer späteren, unter der Leitung von KINGSLEY hergestellten Arbeit ihre Angabe bestätigt und behauptet, dass Embryonen von 19 mm den mandibularen Rectus externus in seiner Maximalgestalt zeigten, dass er dann sich rückbilde und bei Embryonen von 26 mm kaum eine Spur mehr erhalten sei. Vergleiche ich die Bildung des Rectus externus von *Scyllium*, *Mustelus*, *Torpedo* mit einander, so ergeben sich allerdings eine Reihe von Verschiedenheiten: bei *Mustelus* ist die III. Kopfhöhle noch lange eine Blase, wenn die Mandibularhöhle sich schon beinahe aufgelöst hat, und ihr Antheil am Rectus

Wie ich aber durch meine thatsächliche Beobachtung der ursprünglichen Constitution der III. Kopfhöhle VAN WIJHE's bei *Torpedo* von SEVERTZOFF abweiche, in so fern ich drei Urwirbel in ihr erkenne, SEVERTZOFF nur zwei, so weiche ich noch mehr von demselben Autor ab, indem ich vier Urwirbel in der Mandibularhöhle annehme, welche, wie ich schon oben bemerkte, anfänglich als kleine partielle Wölbungen mit dazwischen liegenden Einkerbungen des oberen dorsalen Randes der Mandibularpartie des Mesoderms bei Embryonen angetroffen werden, in denen entweder noch keine oder nur geringe Spuren der Hirn- und Kopfbeuge zu sehen sind. Dass in der That hier die Andeutungen von verschmolzenen Urwirbeln vorhanden sind, scheinen auch Horizontalschnitte der Stadien von 3—4 mm Länge zu ergeben. Wie wir wissen, entstehen die Urwirbel durch Umwandlung derjenigen Zellen der Mesodermfalte, welche bei Embryonen von 1—2 mm Länge unmittelbar an den Chordaentoblast anstoßen, und so entstehen auch auf der ganzen Länge der späteren Mandibularhöhle aus diesen, dem Chordaentoblast anliegenden Zellen diejenigen Abschnitte, welche den Urwirbeln gleichzusetzen sind. Nun wäre es ja denkbar, dass diese Elemente zwar in den jüngsten Stadien angelegt würden, aber sehr bald einer Involution verfielen und zu keiner dauernden Bildung gelangten; aber die unmittelbare Beobachtung lehrt das Gegentheil: wir sehen den Urwirbelabschnitt der Mandibulargegend, wenn auch in sehr viel reducirterer Form, sich anlegen und ausbilden und können schließlich die aus ihm hervorgehenden Muskelfasern in ihrer allmählichen Entfaltung bis in den vorderen Theil des Rectus externus hinein verfolgen. Dass dies nicht so leicht und bequem geschehen kann, wie man die Umwandlung eines Occipital- oder Rumpfurwirbels in den entsprechenden, von einem ventralen Nerven versorgten Abschnitt der Körpermuskulatur verfolgen kann, ist allerdings richtig. Prüft man aber Horizontalschnitte von 3—4 mm, z. B. der *Acanthias*-Embryonen, so wird man finden, dass auf der ganzen Länge der Mandibularhöhle deren innere, der Chorda zugekehrte Wandung eine

externus als dicker Wulst neben und vor dem letzten Verbindungsstück zwischen Obliquus superior und der Adductor-Gruppe besteht. Bei *Torpedo* ist die Mandibularpartie des Rectus externus als Rest der ganzen Höhle unter dem Verbindungsbogen zwischen G. Gasseri und G. ciliare zu sehen, während der Antheil der III. Kopfhöhle weit nach rückwärts geht — aber vom Zugrundegehen der Mandibularpartie ist nirgends etwas zu sehen, bei allen dreien wird sie der vordere Theil des gesammten Muskels.

unregelmäßige Beziehung eben zu der Chorda hat, in so fern diese innere Wandung in Intervallen mal näher, mal weiter von der Chorda abrückt, gerade als ob Auswüchse derselben näher mit der Chorda in Zusammenhang blieben, als die dazwischen liegenden Partien. Und da dieser Zusammenhang mit der Chorda nachher auch in der Prämandibularmasse besteht und dort die beiden als Urwirbel gedeuteten Theile der Zwischenplatte herstellt, so glaube ich in diesen Auswüchsen der Mandibularhöhlenwandung auch die letzten Andeutungen ihrer ursprünglichen Zusammensetzung aus einer Mehrzahl von Urwirbeln erblicken zu dürfen — eine Auffassung, die mit der andern, aus den kleinen Wölbungen und Einkerbungen ihres dorsalen Randes bei *Torpedo* und *Raja* hergenommenen coincidiren würde.

Hätten wir aber auch diese beiden Anhaltspunkte für eine polymere Auffassung der Mandibularhöhle nicht, so müsste uns doch der Größenunterschied zwischen ihr und den Rumpfmetameren argwöhnisch machen, dass es sich bei ihr um absonderliche Zustände handle. Und in der That haben fast alle Autoren so oder so sich mit diesem Größenunterschied abfinden müssen. Wie wenig befriedigend dies indess ausgefallen ist, erweist besonders die letzte Discussion dieser Frage, welche Koltzoff vorgenommen hat, und die sich über 7 Seiten seiner Abhandlung ausdehnt. Eröffnet wird diese Discussion mit der Erklärung (pag. 352): »Was die somitale Bedeutung des zweiten Somits anbetrifft, so kann ich die Meinung Dohrn's und Killian's mit Stillschweigen übergehen, nach welcher die Mandibularhöhle bei den Rochen nicht einem, sondern mehreren Somiten angehört; ihre Beobachtungen sind von Severtzoff vollkommen widerlegt worden.« Ich brauche nicht zu wiederholen, dass, was Severtzoff widerlegt hat, nur Bezug auf die ventralen Theile der Mandibularhöhle hat, die ich irrthümlicher Weise für Urwirbel ansah: die eigentliche Polymerie der Mandibularhöhle, wie ich sie schon 1890 annahm, wird durch diese Berichtigung nicht betroffen. Ganz im Gegentheil bedarf die Severtzoff'sche Darstellung einer solchen, da — wie auch Koltzoff gegen ihn geltend macht — Severtzoff überhaupt keine dorsale Muskulatur in der Mandibularhöhle aufzufinden wusste, vielmehr alle ihre Producte, auch den Obliquus superior, für visceral erklärt. In der hiergegen gerichteten Debatte sagt Koltzoff u. A. (pag. 352 ff.): »in frühen Entwicklungsstadien nimmt das zweite Somit beim Neunauge und bei den Selachiern mehr Raum längs der Chorda ein, als die darauf folgenden Somite. Weiter oben pag. 289 ff. habe ich mich auch bei

diesem Factum aufgehalten und habe eine ganze Reihe von Ursachen angeführt, welche eine solche beträchtliche Länge des zweiten Somites bedingen können.« Liest man freilich diese Seite 289 nach, so findet man wohl verschiedene Betrachtungen über die Dimensionen und Proportionen der Somite, besonders der vorderen, aber keine einzige, die auch nur eine Andeutung ursächlicher Beziehungen gewährte. Die größere Zahl von Zellen resp. Kernen in einzelnen der Somite lässt sich besser begreifen, wenn man einen Verschmelzungsprocess voraussetzt, als wenn man sie auf die unfertigere Entwicklung des II. gegenüber dem III. Somit schiebt. Was die Gestalt an sich betrifft, so ist begreiflich, dass der längere Zusammenhang des II. Somits mit dem Entoderm einen Einfluss ausübt, aber die Länge wird davon nicht beeinflusst — und dies um so weniger, als das Prämandibularsomit noch länger mit dem Entoderm zusammenhängt und doch bei Weitem kleiner ist, als das zweite. Auf pag. 353 heißt es dann bei KOLTZOFF: »Im Allgemeinen ist die relative Größe der embryologischen Anlagen jeder Art von Gebilden eine sehr veränderliche, und auf dieses Merkmal kann man keine[?] Schlüsse bauen, besonders in dem Fall, wo ein gegebenes Gebilde vom ursprünglichen Typus bedeutend abgewichen ist. Für das zweite Somit aber ist eine solche Abweichung unzweifelhaft, da einerseits das Somit selbst in Folge der Anpassung seines Myotoms an seine eigenthümliche Function bedeutend reducirt und modificirt ist; andererseits ist der ihm entsprechende ventrale Abschnitt des Mesoderms, der Mandibularbogen, beträchtlich entwickelt und in hohem Grade differenzirt, besonders beim Neunauge: hier muss man noch den Umstand erwähnen, dass die Sonderung des zweiten Somits bei der Entwicklung bedeutend verzögert ist, und dass vor ihm ein noch mehr reducirtes Somit liegt. Alle diese Umstände genügen[??] vollkommen, um einige Eigenthümlichkeiten in der Form und in der Größe bei der Entstehung des zweiten Somits zu erklären: man könnte eher sich darüber wundern, dass diese Eigenthümlichkeiten keine größeren Dimensionen erreichen.«

Ich finde meinerseits, dass diese gesammten Betrachtungen recht wenig Bezug auf ursächlichen Zusammenhang mit der ursprünglichen Größe des zweiten Somits haben. Das wird noch um Vieles deutlicher, wenn wir uns von den Cyclostomen ab- und den Selachiern zuwenden. Bei den Selachiern finden wir die dorsale Partie der Mandibularhöhle in den jüngsten Stadien in recht ansehnlicher, weit ausgedehnter Länge neben der Chorda liegen, die ventralen Theile

dagegen geringfügiger. Allmählich verschiebt sich dies Verhältnis: aus den dorsalen, also den myotomartigen Theilen, geht — wie ich das jetzt bewiesen zu haben glaube — ein Theil des verhältnismäßig immer nur unbedeutenden M. rectus externus oculi hervor, aus den ventralen aber die gewaltige Kaumuskulatur. Was hat nun, frage ich, der große Umfang des dorsalen Theils der Mandibularhöhle mit der »eigenthümlichen Function« des Rectus externus zu thun? Wie kann diese »Eigenthümlichkeit« irgend etwas »Erklärendes« für den ursprünglichen Umfang der Mandibularhöhle besitzen? Koltzoff lässt das Somit »in Folge von Anpassung an seine eigenthümliche Function bedeutend reducirt« sein — ja, würde umgekehrt geschlossen: weil das Somit reducirt worden ist, so wird es schon von Hause aus kleiner angelegt, so ließe sich das hören! Denn wenn Etwas aus etwas Anderem reducirt worden ist, so muss dies Andere vorher größeren Umfang besessen haben, die Reduction kann doch nicht den ursprünglich größeren Umfang erklären! Welche Function besaß es denn, ehe es reducirt ward? Dies wäre die geeignete Frage gewesen, durch deren Beantwortung Koltzoff die Größenverhältnisse der Mandibularhöhle einigermaßen hätte erklären können.

Nun wissen wir aber, dass beide, Koltzoff ebenso wie Severtzoff, den eigentlichen Myotomtheil der Mandibularhöhle nicht gekannt haben: Severtzoff sucht zu erweisen, dass die Mandibularhöhle überhaupt keine Myotommuskulatur, sondern nur viscerale Muskeln producire, zu denen er, abweichend von van Wijhe und Neal, auch den Obliquus superior zählt, während Koltzoff wiederum die herkömmliche Auffassung, der Obliquus superior sei der Myotommuskel des II. Somites, gegenüber Severtzoff aufrecht zu halten bemüht ist; als Corollar dazu gesellt sich dann die dogmatische Versicherung, der Trochlearis sei trotz seines »ultradorsalen« Ursprungs ein richtiger ventraler Spinalnerv, während Severtzoff ihn für einen Seitenhornnerven hält. Dass ferner der Obliquus superior aus den vordersten seitlichen Theilen der Mandibularhöhle, also nur aus einem beschränkten Theil des Gesammtgebildes hervorgeht, müssen auch Severtzoff wie Koltzoff und alle übrigen Autoren zugeben, wozu es dann aber einer so großen Anlage bedarf, wie es der dorsale Umfang der Mandibularhöhle in den Anfangsstadien doch zeigt, bleibt wiederum ein Räthsel. Kurz, drehen wir uns, wie wir wollen: mit den herkömmlichen Schematisirungen ist das morphologische Problem der Mandibularhöhle nicht zu bewältigen; es weicht erst, wenn wir die von mir und Killian schon vor 13 Jahren angebahnte,

durch die ausführliche, in den vorliegenden Studien gebotene Darstellung vervollständigte Hypothese anwenden, der zufolge in der Mandibularhöhle eine Mehrzahl (ca. vier) Somite verschmolzen sind. Ihre dorsale Muskulatur ist allerdings stark reduzirt: zusammen mit den ursprünglich drei Urwirbeln der III. Kopfhöhle sind die vier Urwirbel der Mandibularhöhle jetzt dazu bestimmt, den kleinen, unbedeutenden M. rectus externus oculi zu bilden — gewiss eine bescheidene physiologische Leistung, aber immerhin gegenwärtig die Causa efficiens, dass überhaupt von diesen 7 Myotomen noch functionirende Muskelfasern geliefert werden — wäre diese Beweglichkeit des Bulbus nicht gekommen, so wäre wahrscheinlich keine Spur von all diesen Myotomen mehr übrig geblieben, oder sie wären, ebenso wie die van Wijhe'schen Somite IV—VI, zwar angelegt aber sehr früh im Embryo schon in Mesenchym verwandelt worden.

In der ursprünglichen Vielzahl also und in der Verschmelzung dieser ursprünglich gewiss individuell selbständigen Somite sehe ich den zureichenden Grund für den Umfang der Mandibularhöhle in den frühesten Embryonalstadien. Diese ontogenetischen Stadien wiederholen uns ein phylogenetisches Stadium, in dem diese Myotome eben so selbständige Muskulatur bildeten, wie die Rumpf- und späteren Occipitalmyotome, denen sie wahrscheinlich gleich gestaltet waren und auch mit ihnen in gleicher Richtung neben der Chorda sich ausstreckten. Dabei besaßen sie wahrscheinlich auch ähnliche ventrale Theile; welcher Art freilich die Eingriffe und Umwandlungen gewesen sind, die schließlich zu so divergenter Ausgestaltung der Kopf- und Rumpfmuskulatur und der dazu gehörigen Cölomtheile geführt haben — das soll hier zunächst gänzlich unberührt bleiben, obschon es sich uns fast unvermeidlich aufdrängt bei Erörterung der morphologisch-phylogenetischen Bedeutung des M. obliquus superior — die jetzt vorgenommen werden soll.

Wie ich oben schon hervorhob, kann Denjenigen, welche fortfahren wollen, in der Mandibularhöhle nur ein Somit zu sehen, das Dilemma nicht erspart werden, was sie aus dem Obliquus superior machen wollen, wenn auch der Rectus externus als Myotommuskel der Mandibularhöhle anzusehen sei. Das Schema stempelt den Obliquus superior zum Myotommuskel des II. Somits, seinen zugehörigen Nerven, den Trochlearis, zu einem ventralen resp. Vorderhornnerven; wohin mit Rectus externus und dem ihn innervirenden Abducens? Koltzoff geräth bei der Beantwortung dieser Frage auf sehr ausführliche

Erwägungen, was man denn schließlich im Bereich des Kopfes ein Somit nennen dürfe, und schlägt die nachfolgende Definition vor (pag. 355): »Somit wird ein mehr oder weniger gesondertes Mesodermsegment genannt, aus dessen Wänden die sich bildenden Muskelfasern (oder die sich früher gebildet habenden) von den ventralen Wurzeln (den ventralen Nerven) innervirt werden oder wurden« — und dann wendet er diese Definition an und beweist damit, dass der Trochlearis ein ventraler Nerv sein müsse. Es ist sehr lehrreich, gerade diesen Zirkelschluss in den KOLTZOFF'schen Erörterungen genau zu verfolgen, weil aus ihnen auf das Klarste hervorgeht, wie die ganze bisherige Betrachtungsweise doch nur schematisch war und in letzter Instanz auf den Ergebnissen und Anschauungen der vergleichenden Anatomie beruhte, die sich freilich die zu lösende Aufgabe sehr erleichterte, indem sie ohne Weiteres die Annahme eines vorderen, nicht segmentirten Theiles des Kopfes decretirte. Wir werden weiter unten den letzten Ausläufer dieser Doctrinen in den FRORIEP'schen Versuchen, sie ontogenetisch nachzuweisen, kennen lernen und zurückzuweisen haben — aber dies Peccatum originis schleppt auch VAN WIJHE's Schema mit sich herum, so wenig es auch in der Zeit, als es erschien, von den Autoritäten der Schule mit Beifall aufgenommen ward.

KOLTZOFF, mit VAN WIJHE und NEAL einverstanden, hält daran fest, in dem Obliquus superior einen dorsalen Muskel — folglich einen Myotommuskel zu erblicken. SEVERTZOFF dagegen erklärt ihn für einen visceralen Muskel — der alte Gegensatz, der nun schon seit Jahrzehnten existirt. Nach KOLTZOFF's Definition eines Somits braucht man nun ja nur an den Nerven zu appelliren, um eine Entscheidung zu erhalten — sagt er doch auf pag. 355 kurzweg: »... das einzig genaue Merkmal liefert uns die Innervirung.« Was aber folgt über den Trochlearis? Zunächst sagt KOLTZOFF, die bedeutende Mehrzahl der Forscher hielten diesen selbständigen, ausschließlich motorischen Nerven für einen ventralen. Dann aber führt er die sehr begründeten Zweifel und Reserven SEVERTZOFF's an, der den Trochlearis in durchaus den Thatsachen entsprechender Weise mit der Ganglienleiste in Zusammenhang bringt; darauf citirt er, dass NEAL »durch neuere Untersuchungen« diesen Zusammenhang widerlegt habe — schließlich aber giebt er zu, dass der Trochlearis ein so eigenthümlich gearteter Nerv sei, dass man, um ihn zu erklären, »irgend eine andere Hypothese ersinnen müsse«. Und nun, sollte man meinen, folgt die Suspension seines eigenen Urtheils —

durchaus nicht! KOLTZOFF sagt vielmehr: »Die Lage des Trochlearis und des von ihm innervirten Mesodermsegments im Zwischenraum zwischen den typischen ventralen Nerven, dem Oculomotorius und dem Abducens mit ihren Muskeln macht es höchst wahrscheinlich, dass dies ein echter ventraler Nerv sei«, und daran schließt sich nach wenigen Zeilen die Versicherung: »folglich ist auch der gesonderte Mesodermabschnitt, aus welchem sich der von diesem Nerv innervirte Obliquus superior entwickelt, thatsächlich ein Somitmyotom«.

Dass nun der Trochlearis alles Andere eher ist, als ein ventraler, nach dem Typus der motorischen Spinalnerven gebauter und sich entwickelnder Nerv, habe ich in jedem weiteren Jahre meiner Beschäftigung mit den Thatsachen der Vorderkopfentwicklung immer besser begriffen. In einer folgenden Studie werde ich die vielen und auffallenden Varianten beschreiben, mit denen die Entstehung des Trochlearis bei den verschiedenen Selachiern verbunden ist: man wird dann erkennen, dass man es mit einem der merkwürdigsten und jedem »Schema« widerstrebenden Nerven zu thun hat, aber unter keinen Umständen mit einem nach dem Typus der ventralen Wurzeln sich entwickelnden. Wenn also wirklich die Beziehung zu einem ventralen Nerven über den Charakter eines Muskels als Myotommuskel entscheidet, so ist der Obliquus superior kein Myotommuskel. Was aber ist er dann? Versuchen wir diese Frage zu beantworten.

Die Zellen, aus welchen der Obliquus superior hervorgeht, findet man in der vordersten äußeren Ecke der Mandibularzellmasse. Will man diese Localität in den frühesten Stadien aufsuchen, so gelangt man zu ihr auf Querschnitten bei *Acanthias* oder bei *Torpedo*, wo sie als erste Spuren der seitlichen »Flügel« erscheinen, die sich gleich hinter den Querschnitten finden, welche die Prämandibularzellmasse treffen. Verfolgt man diese ausgezogenen, nach außen und oben gerichteten vordersten Zipfel der Mandibularhöhle auf ihrer weiteren Entwicklung, so wird man finden, dass sie sich immer mehr verlängern, dass sie aber auch bei dieser Verlängerung sich so weit verbreitern, um fast die vorderste Hälfte der Mandibularhöhle in diesen Process hineinzuziehen. Allmählich wird diese Verlängerung ein so bestimmter Vorgang, dass die so ausgezogenen Theile der Mandibularhöhlenwandung nur noch durch einen schmalen Canal mit dem Hauptheil der Höhle zusammenhängen; auch dieser Canal obliterirt, und dann führt der isolirte Zipfel als ein zugespitztes Oval seine selbständige Existenz weiter und geräth als M. obliquus

superior unter die Herrschaft des derweil entstandenen Trochlearis, um die Bewegungen des Augapfels reguliren zu helfen. Es wäre sehr der Mühe werth, diese Processe in allen Einzelheiten zu schildern; aber da eine genaue und eingehende Darstellung der ganzen Mesectoderm- und Nervenentwicklung des Vorderkopfes dabei unerlässlich ist, so gedenke ich diese Schilderung gleichzeitig mit dieser Darstellung erst in der nächsten oder übernächsten Studie zu geben. Zur Feststellung der ursprünglichen Natur und Bedeutung dieser den Obliquus superior bildenden Partie der Mandibularhöhle wird aber die genaue Entwicklungsgeschichte des Obliquus superior nur in so weit beitragen, als wir genau feststellen, wie die Zellen, aus deren weiteren Umwandlungen derselbe hervorgeht, sich von allem Anfang zu denjenigen Zellen verhalten, von denen, wie wir in der vorliegenden Studie erfahren, die Urwirbel, d. h. Myotomelemente ausgehen, mit anderen Worten, zu denjenigen Zellen, welche dicht neben dem Chorda-Entoblast die obere Lamelle der Mesodermsäcke oder Wülste herstellen. Und da ist es nicht schwer zu erkennen, dass die obere Lamelle sich schon weit nach der Seite ausgestreckt hat, um das Zellmaterial dieses äußeren Zipfels herzugeben, aus welchem der Obliquus superior sich bildet — und er bildet sich nicht nur aus der oberen Lamelle, sondern auch aus der äußeren seitlichen, die in die ventrale überführt. Will man also hiernach entscheiden, ob der Obliquus aus Materialien hervorgeht, die ihrer Lagerung und Entstehung nach einem Urwirbel homodynam seien, so muss man meiner Meinung nach ein n e g a t i v e s Verdict abgeben, und zugleich anerkennen, dass SEVERTZOFF im Recht sei, wenn er den Obliquus superior zur Kategorie der visceralen, d. h. Seitenplattenmuskeln rechnet. Nun kommt freilich die auffallende Erscheinung dazwischen, dass der Obliquus superior der dorsalst gelegene Muskel des Auges ist, dorsaler als z. B. der Rectus externus, den wir doch als zweifellosen Myotommuskel erkannt haben. Wie lässt sich das rechtfertigen? Da stoßen wir denn auf eine, wenigstens provisorisch, nicht überschreitbare Schranke der Analyse, die wir zunächst bezeichnen wollen als das phylogenetische Problem der Hirn- und Kopfbeuge. Aus den Erörterungen in der 23. Studie pag. 5 ff. geht hervor, welchen weitgreifenden Einfluss ich der Kopfbeuge auf die Gestaltung der Mandibular- und Prämandibularhöhlen beimesse, und welche Bedeutung sie noch in allen möglichen anderen Richtungen hat und haben muss. Die Kopfbeuge ist aber kein Vorgang mit, so zu sagen, autonomer Gesetzlichkeit — sie ist nur die

Zusammenfassung einer großen Anzahl der eingreifendsten Evolutionen und Reductionen, die gleichzeitig und höchst wahrscheinlich in sich gegenseitig bedingender Weise am Gehirn und am ganzen vorderen Körperabschnitt, den wir jetzt Kopf nennen, vor sich gehen. Was aber das Primum movens bei diesem ganzen Complex von Umgestaltungen sei oder gewesen sei, das ist, wie ich schon oben aussprach, einstweilen nirgends festzustellen versucht worden und soll auch an dieser Stelle noch nicht erörtert werden. Aber darauf möchte ich hinweisen, dass durch die Kopfbeuge und durch einige andere, gleichfalls fundamental umgestaltende Processe des Kopfes eine Menge von Translocationen geschehen sind, die unter anderem zur Folge hatten, dass ventrale Bildungen zu dorsaler Lage kamen, und umgedreht, dass ursprünglich vor einander liegende Wiederholungen derselben Formation unter oder sogar hinter einander verlagert wurden — und dass wahrscheinlich auch die merkwürdige, so viele Widersprüche bietende Gestaltung der Augenmuskulatur eine Folgeerscheinung der Kopfbeuge sei, die ihrerseits freilich wieder — ich wiederhole es — wahrscheinlich als Folgeerscheinung einer bestimmten anderen Erscheinung zu deuten ist, deren Erörterung ich mir für eine spätere Gelegenheit aufhebe.

Zu den wahrscheinlichen Folgen dieser Translocationen und Verschiebungen gehört auch das frühzeitig nach oben gerichtete Eindringen der sog. »Flügel« der Prämandibularhöhlen in die Spalten zwischen Ectoderm und Augenplatte. Da an dieser Stelle ein »ventraler« Hohlraum nicht existirt — ob er immer abwesend gewesen oder auch nur durch die großen Umwälzungen, die der Kopf erlitten hat, beseitigt worden, lasse ich hier auch unerörtert — und da durch die Kopfbeuge auch die vorderste Partie der Mandibularzellmasse in diese selbe Raumbeengung verwickelt wird, so gelangt auch die Entfaltung ihrer seitlichen Theile in Schwierigkeit, schiebt sich nach oben und wird »dorsal«. So begreift sich, dass der Obliquus superior als schlechtweg dorsaler Muskel von der Mehrzahl der Morphologen angesehen worden ist; und wer ihn z. B. in der von mir gegebenen Darstellung seiner Entwicklung bei *Scyllium canicula* weit dorsalwärts über den Insertionspunkt des Rectus externus hinaufziehen sieht, wo er dann schließlich, nachdem er seinen Zusammenhang mit der Mandibularhöhle aufgegeben hat, auf der Ober- und Vorderseite des Bulbus ankommt, der wird es kaum realisiren können, dass eben diese vorderste Partie des Rectus externus dem hinteren Theil des Obliquus superior als Myotom zugehört — d. h.

emjenigen Theile, der weiter caudalwärts lag, als die fingerförmige usstülpung und Verlängerung des vorderen äußeren Zipfels der landibularhöhle sich zu bilden begann. Betrachtet man aber in rühesten Stadien die Mandibularhöhle — vgl. Taf. 8 Fig. 6 u. 7 — o sieht man, dass die seitliche Ausstülpung derselben, welche als 'rsprungsstelle des späteren Obliquus superior gelten darf, in einer)uerebene mit demjenigen Theil der inneren Lamelle der Mandi-ularhöhlen gelegen ist, welche dicht vor dem Beginn der Prä-iandibularzellmassen sich findet. Wir sahen oben bei der Dar-tellung dieser Verhältnisse bei *Acanthias*, dass dies die vorderste Iyotompartie der Mandibularhöhle ist, und wir sahen ebenso bei *'cyllium* und anderen, dass aus dieser vordersten Myotompartie das orderste Stück des Rectus externus wird — folglich ist die ganze 'artie der inneren Wandung der Mandibularhöhle bis zum Ansatz es Obliquus superior gleich zu setzen mit der oberen Lamelle der Iesodermausstülpung, die sich bei den jüngsten Embryonen an ieser Localität findet — darum aber ist ein Muskel, dessen 'asern z. Th. aus dieser Wandung entstehen, doch noch mmer kein eigentlicher Myotommuskel. Im Gegentheil! Die Iuskelfasern der eigentlichen Rumpfmyotome entstehen aus den-enigen Zellen, welche sich neben und unten von der Chorda ntwickeln, also in gerade entgegengesetzter Richtung von denjeni-;en, welche an der Formation des Obliquus superior theilnehmen wesshalb denn auch die Fasern des Rectus externus, welche zu dem-elben Somit gehören, wie die des hinteren Theiles des Obliquus su-erior, nicht nur unter dem letzteren gelegen sind, sondern, in Folge ler Nachaußendrängung dieser Partie durch die Kopfbeuge, sogar n einer distal nach den Seiten weiter vorgeschobenen Ebene, o dass Sagittalschnitte von Embryonen von ca. 20 mm Länge zu-ächst die Spitze des Rectus externus und erst nach vielen weiteren Schnitten auch die äußere Fläche des Obliquus superior treffen, während in jüngeren Stadien das umgekehrte Verhältnis stattfindet[1]).

[1] Ich kann mich aus den dargestellten Gründen nicht mit NEAL einverstan-len erklären, wenn er l. c. pag. 199 sagt: »... the great enlargement of the cavity of the somite is the chief factor in modifying its form and the relations of its constituent parts. While Miss PLATT finds the musculature to arise first in the median wall of the somite, that is to say, the dorsal part of the so-called »mandibular cavity« HOFFMANN states that the musc. obliquus superior arises in its upper and lateral walls. In my opinion their conclusions are not so divergent as they might at first sight seem to be, for I believe that the portion of the somite which HOFFMANN calls dorsal is morphologically median;

Aus all diesen Darlegungen scheint nun hervorzugehen, dass man den M. obliquus superior zu den eigentlichen Visceralmuskeln zu rechnen habe, wie SEVERTZOFF es thut. Nun ist freilich eine scheinbare Contradictio in adjecto vorhanden, wenn man den Obliquus superior einen dorsalen Visceralmuskel nennen will; aber derlei terminologische Zweideutigkeiten brauchen einen nicht sehr zu stören, wenn man in den hauptsächlichen Kriterien keine Unklarheit bestehen lässt. Nennt man den Obliquus superior einen Seitenplattenmuskel, so vermeidet man diese Zweideutigkeit, denn die Seitenplatten haben nicht nur ventrale, sondern auch dorsale Abschnitte. Zu den Seitenplatten muss oder darf man natürlich auch die oberste dorsale Lamelle jedes Somits rechnen, so weit sie, statt ventralwärts abzubiegen vielmehr dorsalwärts aufgerichtet ist. Kommt dann zu solcher Umlagerung noch hinzu, dass die eigentlichen Urwirbelbildungen der betreffenden Somite in Rückbildung begriffen sind und sich nur noch in wesentlich reducirter, desshalb auch nicht mehr scharf abgegliederter Weise erkennbar machen, so geräth man mit der Unterscheidung, was Urwirbel — was Seitenplatte vorstelle, in Schwierigkeiten, und es bedarf dann doppelt genauer Verfolgung der Entwicklungsdaten, um einen einigermaßen verlässlichen, objectiven Anhaltspunkt für diese Beurtheilung zu haben. Und ein solch objectiver Anhaltspunkt ist im Falle des Obliquus superior um so nothwendiger, als wir nicht nur des Muskels selbst, sondern fast noch mehr des ihn innervirenden Trochlearis halber aus den Zweideutigkeiten heraus müssen, die diesen Nerven umgeben. Nun gelingt es zwar in derselben Weise, wie es durch

---

in other words, that it is the portion which in early stages lies against the wall of the neural tube. I agree with HOFFMANN that the Obliquus superior arises in the dorsal and lateral walls of the second (VAN WIJHE's) somite, but with the qualification, that the dorsal wall is morphologically median.« Wenn NEAL sich bemüht, den Ausdruck dorsal durch median zu ersetzen, so leitet ihn dabei der Gedanke, dass die Myotommuskulatur aus der medianen Lamelle der Urwirbel entsteht, also derjenigen, welche der Chorda und in späteren Stadien auch dem Medullarrohr nächst gelegen ist. Dies ist aber, wie ich oben aus einander gesetzt habe, sicherlich nicht der Fall mit derjenigen Zellschicht der Mandibularhöhle, aus welcher der Obliquus superior entsteht. Aus der NEAL'schen median Schicht entsteht factisch, wie oben des Längeren aus einander gesetzt ward, der Rectus externus pars anterior — und mit dieser Zellschicht, die Miss PLATT richtig sah, aber nicht richtig deutete — wenigstens nicht in ihren Endschicksalen — hat der Obliquus superior nichts zu thun: er entsteht aus der äußeren und oberen Ecke und incorporirt Theile und Zellen der seitlichen Wandung der Mandibularhöhle.

;enaueste Verfolgung ihrer schrittweisen Entwicklung mit der Man-libularhöhle gelungen ist, die Bedeutung ihrer einzelnen Abschnitte norphologisch festzustellen, auch den Trochlearis, durch Nachweis einer Herkunft und seiner allerdings sehr auffallenden späteren Schicksale und Beziehungen, von dem unbegründeten Verdachte völlig zu befreien, eine ventrale Wurzel zu sein oder gar Ballet-prünge von einem Antimer ins andere gemacht zu haben — aber s bleibt doch noch die principiell wichtige Frage zu erörtern, ob ler Satz ganz unbedingt Anwendung finde, dass, was ein ventraler Nerv innervire, alles Urwirbelmuskulatur, was ein eventuell ge-nischter Seitenhornnerv in seinen Faserbereich ziehe, dagegen Seitenplattenderivat sei. Wenn, wie KOLTZOFF glaubt, hierauf sogar lie einzige sichere Entscheidung beruht, ob wir es mit einem Myotom- oder Seitenplattenmuskel zu thun haben, und wenn das viederum andere morphologisch-phylogenetische Probleme beein-lusst, so muss es der Mühe lohnen, zu untersuchen, ob es dabei gar keinen vermittelnden Standpunkt geben könne. Im Falle des Obliquus superior der Selachier haben wir es mit einem Muskel zu thun, der sich im Laufe der Entwicklung räumlich vollkom-nen von den übrigen Theilen der Mandibularhöhle trennt; es wäre aber doch denkbar, dass eine solche Trennung nicht erfolgte und wahrscheinlich nicht immer bestanden habe, dass vielmehr die Fasern des Obliquus superior mit denen der anderen Produkte der Mandibularhöhle in Contact blieben, ja dass es sogar schwie-rig wäre, zu sagen, wo der eine anfängt und der andere aufhört: wäre es dann ganz widersinnig, zu vermuthen, dass auch die diese Muskeln innervirenden Nervenfasern entweder mit einander sich verbänden oder sogar die einen den anderen Platz mach-ten? Diese Frage hat desshalb ein actuelles Interesse, weil die-selben Schwierigkeiten, welche schon bei der Interpretation des Obliquus superior sich geltend machten, in noch verstärktem Grade auftreten, wenn es sich darum handelt, festzustellen, welchen Charakter die aus der Prämandibularhöhle hervorgehenden vier Augenmuskeln haben, und ob sie, die nachweisbar vom Oculomotorius innervirt werden, darum allein und ausschließlich Myotommuskeln seien? Zur Betrachtung dieser Frage will ich nun übergehen.

War der Debatten und Meinungsverschiedenheiten über die Bedeutung der Mandibularhöhle kein Ende, so ist die Prämandibularhöhle nur durch den Umstand vor ähnlichem Schicksal bewahrt

geblieben, dass im Allgemeinen die Natur des einen, sie beherrschenden Nerven, des Oculomotorius, zu geringeren Zweifeln Anlass gab. Immerhin hat die Beziehung dieses Nerven zum Ganglion ciliare dennoch dafür gesorgt, dass es auch an verschiedenartigen Auffassungen über den Oculomotorius nicht gefehlt hat. Indessen lag bisher der Schwerpunkt der Discussionen bezüglich der Prämandibularhöhlen an anderer Stelle.

Ganz abweichend von den übrigen Kopfhöhlen zeigt sich sowohl die erste Anlage als auch die weitere Ausbildung dieser vordersten Bildung des Mesoderms. Schon der lange währende Zusammenhang mit dem Entoderm erweckte die anscheinend sehr plausible Vermuthung einer andersartigen Beziehung zum Entoderm, als sie bei den übrigen Mesodermbildungen statt hat, und diese Vermuthung ward noch unterstützt durch das eben so auffallende Bestehen einer medianen Verbindung zwischen den beiderseitigen Prämandibularhöhlen. Die Chordaspitze blieb in besonders nahen Beziehungen zu diesem Mittelstück und steigerte dadurch den Verdacht, dasselbe habe in der That nähere Beziehungen zum Entoderm; allerhand Zellbrücken und Zusammenhänge zwischen Entoderm, Ectoderm und der Zwischenplatte, wie ich in dieser Studie nach dem Vorgang v. Davidoff's dieses mittlere Verbindungsstück bezeichnete, erhöhten diese Vermuthung, und so war die v. Kupffer'sche Auffassung, man habe es mit wirklichen Entodermsäcken bei Mandibular- und Prämandibularhöhlen der Cyclostomen zu thun, um so begreiflicher, als bei *Ammocoetes* die gehemmte Entwicklung der Augenmuskeln die irrthümliche Annahme begünstigte, die Prämandibularzellmassen lösten sich überhaupt auf, ohne sich in Augenmuskeln zu verwandeln.

Aber wie mit der Mandibularhöhle, so erging es der Kupffer-schen Hypothese auch mit der prämandibularen: sie ward als Irrthum erkannt, und eine richtigere Erfassung, besonders auch ihrer ursprünglichen Beziehungen zum Entoderm, ward herbeigeführt durch die Bearbeitung der *Acanthias*-Embryologie. Miss Platt hatte durch ihre Bearbeitung schon bewiesen, wie wichtige Einsichten dieser Selachier gewähren könnte: leider aber war ihre schriftliche wie bildliche Darstellung der Mesodermverhältnisse des Vorderkopfes weder ausführlich noch durchsichtig genug, um Unsicherheiten zu heben; erst Neal machte so bestimmte Angaben, dass die *Acanthias*-Entwicklung von Ausschlag gebender Bedeutung für die morphologische Analyse der Prämandibularhöhlen und aller ihrer Theile

ward, wenn es auch Neal nicht gelang, wie wir oben sahen, die eigentliche Lösung des Mandibularhöhlenproblems festzustellen.

Das wichtigste Resultat der Neal'schen Untersuchung war der Nachweis, dass die Prämandibularzellmasse, wie sie in den ersten Stadien sich findet, fast ausschließlich Mesodermzellen enthält. Auf pag. 200 ff. bildet Neal ein Paar Schnitte ab, welche dies Verhältnis erläutern. Ich habe mich bemüht, diese Angaben des amerikanischen Morphologen möglichst zu erweitern und zu vertiefen, denn ihre Tragweite erstreckt sich weiter als bloß auf die Feststellung der Frage, ob die Prämandibularhöhlen nur dorsale oder auch ventrale Elemente einschließen. Wer meine Darstellung der *Acanthias*-Entwicklung (oben pag. 116 ff.) liest, wird sofort erkennen, dass ich auf dem von Neal angebahnten Wege fortgeschritten bin — und so sind meine Ergebnisse denn auch bei vielfacher Übereinstimmung doch von denen Neal's in manchen Punkten verschieden. Ich stimme mit ihm überein in der Anerkennung der dorsalen Natur der »Zwischenplatte«, oder wie Neal sie nennt »connecting stalk«, ja, durch genauere Prüfung ihrer Composition und Herkunft — wie ich oben pag. 126 u. 127 des Näheren dargelegt habe — halte ich mich berechtigt, in der Zwischenplatte nicht nur im allgemeinen dorsale Elemente, sondern die Anlage vorderer Urwirbel zu erblicken, welche aber schon im Embryo sich auflösen. Ich habe mich bemüht, festzustellen, zu welchen seitlichen Bildungen diese vorderen Urwirbel zu rechnen seien, und neige zu der Ansicht, sie gehörten eigentlich zu den vordersten Abschnitten des Mandibularhöhlenmesoderms, d. h. zu demjenigen Theile, aus welchem der Obliquus superior, wenigstens in seinen vordersten Theilen, hervorgehe. Ob ich damit Recht habe, mag von vorn herein zweifelhaft erscheinen, weil man sich allzu sehr daran gewöhnt hat, in den van Wijhe-schen drei vordersten Kopfhöhlen drei Einheiten, genetische sowohl wie functionelle, zu erblicken. Wie ich diese Anschauungen für die III. und Mandibularhöhle schon bekämpft habe — mit den Occipitalsomiten beschäftigten sich in gleicher Tendenz die 18. u. 21. Studie — so habe ich sie auch für die Prämandibularhöhlen zurückzuweisen gesucht und desshalb die allerersten Differenzirungen im Gebie der Prämandibularzellmassen bei Embryonen von 0,5—2 mm Länge verfolgt. Das Resultat war eben, dass die hintersten Partien der Prämandibularzellmassen ursprünglich in derselben Querebene gelegen sind, in welcher die vordersten Seitenplattenelemente der Mandibularhöhlen sich finden, und da ich keinen zwingenden Grund sehe, schon in

diesen frühen Stadien Verschiebungen anzunehmen, obwohl dieselben durchaus nicht unmöglich wären, so glaube ich, dass der Zusammenhang der vorderen Obliquus superior-Partie mit der Mandibularhöhle ein, so zu sagen, zufälliger sei, vielleicht herbeigeführt durch die allmähliche Ausbildung der Blasengestalt der vorderen Kopfhöhlen, welche neue Zusammenhänge hervorbrachte, und durch die immer umgestaltender wirkende Hirn- und Kopfbeuge, welche geradezu revolutionirend für die topographischen Beziehungen der Constituenten des Kopfes ward. Wäre freilich die Lagerung in derselben Querebene der allerjüngsten Embryonen kein Kriterium, auf welches man sich stützen dürfte, oder wäre doch schon auch in diesen jüngsten Stadien eine Verschiebung der Seitentheile nach vorn eingetreten, so müsste von dieser Interpretation Abstand genommen und der Obliquus superior als Seitenplattenabschnitt der vordersten Theile des Rectus externus angesehen werden, was allerdings von vorn herein ungezwungener erscheinen dürfte, als die andere Auffassung. Dann würden die eigentlichen Prämandibularhöhlen und die PLATT'sche Kopfhöhle als Seitentheile aufzufassen sein, die zu den axialen Elementen der Zwischenplatte gehörten. Bei solcher Auffassung stoßen wir nun aber sofort auf ein fundamental scheinendes Hindernis: die Innervation der aus den Wandungen der Prämandibularhöhle hervorgehenden vier Augenmuskeln durch den Oculomotorius! Ist es zulässig, ja ist es auch nur denkbar, dass Muskeln, die von einem ventralen, motorischen Nerven versorgt werden, nicht axialen, d. h. Myotomcharakter haben, sondern visceralen, d. h. Seitenplattenursprungs seien? Oder: ist es zulässig, in dem Oculomotorius einen nicht ventralen, vielmehr einen gemischten Seitenhorn- und Ganglienleistennerven zu sehen? Wie ich schon pag. 258 ff. betonte, gerathen wir durch diese Frage auf ein principielles Gebiet, auf dem sich zu orientiren nicht so leicht sein dürfte. Eine eingehende Antwort auf diese Alternative kann erst gegeben werden, wenn nicht nur die Entstehung der Kopfhöhlen und ihre Entwicklung zu einzelnen Muskeln, sondern auch die Entwicklung der Ganglienleiste, der Nerven und des Mesectoderms des Vorderkopfes an umfassendem Material von Nerven verfolgt und festgestellt sein wird — und das kann, meinerseits wenigstens, erst in der nächsten Zukunft geschehen, so eingehend und zahlreich die einzelnen Daten auch sein mögen, die, über unsere bisherigen thatsächlichen Kenntnisse hinausgreifend, mir schon vorliegen.

Immerhin möchte ich, auf die einleitenden Worte dieser »Er-

wägungen« zurückgreifend, einige der Äußerungen und Schätzungen NEAL's hier näherer Erörterung unterwerfen, da sie, so sehr ich im Allgemeinen mit ihnen übereinstimme, doch in ihren Einzelheiten verschiedener Auffassung unterliegen. Dass die »Zwischenplatte« oder, wie NEAL sagt, »connecting stalk« ausschließlich dorsaler Natur sei, so weit sie aus demjenigen Theile der Prämandibularzellmasse herstammt, der über dem Lumen des ursprünglichen Entoderms gelegen ist, gebe ich bereitwillig zu; dass sie Chordaelemente einschließe, neben denen seitlich Sklerotomelemente sich befinden, gebe ich auch zu, obwohl ich außer den Sklerotom- auch Myotomelemente, ja geradezu mindestens zwei Urwirbel in der Zwischenplatte enthalten glaube. Wirkliche Darmzellen dürften indess nicht ganz aus der Composition ausgeschlossen werden, in so fern die Zellen, welche das Lumen des vordersten, sog. präoralen Entodermstückes ursprünglich umgeben, durch das allmähliche Zurückweichen des Lumens doch nicht gleich verschwinden, sondern auf einander gepresst in der Gesammtmasse der Prämandibularzellmasse enthalten bleiben und somit auch wenigstens an der dem Vorderdarm anliegenden Seite der Zwischenplatte die Verbindung dieser beiden Bildungen herstellen. Auch finden sich solche ursprüngliche Entodermzellen zwischen späterer Hypophyse und Vorderdarm und liegen dem Stück Ectoderm der Kopfbeuge an, das sich an dieser Stelle erhält und später in den Gaumen der Mundhöhle übergeht. Wie weit nach vorn bei *Acanthias*, *Scyllium* und *Mustelus* diese ursprünglich rein entodermalen, d. h. Darmzellen sich finden, wie weit sie die bei *Torpedo* als CHIARUGI'sche Blase beschriebene Bildung, resp. den von HOFFMANN als vor dem Infundibulum gelegenen Verbindungsstrang der PLATT'schen Kopfhöhlen ausschließlich herstellen, ist schwer zu entscheiden, da es einstweilen keine Kriterien giebt, die in diesen frühen Stadien entodermatische Darmzellen von Mesodermzellen zu unterscheiden ermöglichen. Dass aber der ursprüngliche Darm sich bis über die Stelle hinaus erstreckte, welche später vom Infundibulum durch seine unmittelbare Anlagerung an das Ectoderm dem Darm so zu sagen abgequetscht wird, scheint keinem Zweifel zu unterliegen; daraus aber scheint auch gefolgert werden zu dürfen, dass so weit, wie der Darm sich nach vorn erstreckte, auch eine ventrale Leibeshöhle angenommen werden dürfe, wenn sie auch im Embryo als Hohlraum nicht mehr auftritt, und daß NEAL nicht Recht behält, wenn er sagt (pag. 201): »it follows therefore that the premandibular cavities comprise dorsal and only dorsal

mesoderm«. Man kann sich sehr wohl vorstellen, dass durch die Reduction des präoralen Darmes auch die präorale Leibeshöhle sich reducirte und dadurch die Prämandibularhöhle hinderte, das in ihr von der Anlage an enthaltene ventrale Mesoderm resp. Seitenplatten frei zu entwickeln. Schon VAN WIJHE machte den Versuch, in der PLATT'schen Kopfhöhle das Seitenplattenmaterial der Prämandibularhöhlen zu sehen, nahm aber später diese Deutung wieder zurück; SEVERTZOFF seinerseits sieht in der PLATT'schen Höhle »ein selbständiges Segment, welches seine eigne Höhle besitzt« (l. c. pag. 408 Anm.). Dasselbe fehle aber bei *Torpedo*, heißt es weiter auf pag. 410: »so dass in dieser Hinsicht *Torpedo* sich *Scyllium* und *Pristiurus* nähert und von *Galeus* und *Acanthias* unterscheidet«. Wir haben oben gesehen, dass die PLATT'sche Kopfhöhle bei *Scyllium* und *Pristiurus* angelegt wird und in allerdings unregelmäßigen und unvollständigen, aber nicht zu verkennenden Bildungen bei Embryonen beider Squaliden-Gattungen sich wiederfindet. Da es sich ferner auch bei *Galeus* durchaus nur um ein unregelmäßiges Auftreten dieser Bildung handelt (vgl. oben pag. 81 ff.), die sogar antimerisch variirt und bei einzelnen Embryonen fehlen kann, so beweist ihr Ausbleiben bei *Torpedo* wie bei *Raja* durchaus nicht, dass diesen beiden Formen ein typisches Segment des Selachierkörpers fehle, sondern scheint darauf hinzudeuten, dass die seitlichen Zellbezirke der Prämandibularmasse sich bei ihnen nicht mehr völlig von der Hauptmasse loslösen, um eine selbständige Kopfhöhle herzustellen, vielmehr ihr incorporirt bleiben, ohne sich nachweisbar an der Ausbildung der später sich differenzirenden Augenmuskeln zu betheiligen. Sobald die vordersten Producte der Ganglienleiste schärfer als bisher analysirt sein werden, wird man genauere Anhaltspunkte über die Gesammtvergangenheit des Kopfes gewinnen. Keinenfalls darf die Hoffnung auf solche weiteren Aufschlüsse aufgegeben werden, zumal da es an einer Übereinstimmung der Autoren über den ontogenetischen Thatbestand bei den einzelnen Selachiern und anderen niederen Vertebraten noch ebenso fehlt, wie an der Einheitlichkeit des Gesichtspunktes, aus dem dieser Thatbestand zu beurtheilen ist. Dies wird ganz besonders ersichtlich aus den Erörterungen, welche sich bei den beiden letzten Autoren, die in diesen Fragen das Wort genommen haben, finden — KOLTZOFF und FRORIEP.

KOLTZOFF giebt auf pag. 371—381 eine sehr eingehende und durch Vorurtheilslosigkeit ausgezeichnete Kritik, welche schließlich darauf hinaus läuft, dass es bei dem gegenwärtigen Stand unserer

Kenntnisse unmöglich sei, Bestimmtes über die Prämandibularhöhle und alle ihre Dependenzien, die PLATT'sche Kopfhöhle eingerechnet, auszusagen. Nach allem, was ich bereits auf den vorhergehenden Seiten bemerkt habe, ist es nicht erforderlich, auf die Einzelheiten von KOLTZOFF's Kritik einzugehen.

Ganz isolirt dagegen steht die Auffassung FRORIEP's, über welche ich mich schon in der 22. Studie in mehr als einer Richtung ausgesprochen habe, die ich aber hier noch einmal zum Gegenstand einer kritischen Erörterung machen möchte.

FRORIEP hat seine Untersuchung an *Torpedo ocellata* angestellt und findet, dass an Embryonen von 1,8 mm Länge die Urwirbel sich nur bis zu derjenigen Stelle unterscheiden lassen, welche der rostrodorsalen Ecke der ersten Visceraltasche entspricht — und da, seiner Meinung nach, die specifisch differenzirte Chorda auch nur bis dahin reicht, so schließt er, dass Chorda und Mesoblast vor dieser Stelle eine andere Bedeutung haben und sich weder in Urwirbel noch in dorsale und ventrale Zone gliedern.

Dass in diesem, nach FRORIEP ungegliederten Kopfmesoblast frühzeitig kleine Hohlräume auftreten, welche ich früher — in der 15. Studie — als Urwirbelhöhlen aufgefasst habe, giebt FRORIEP zu, kann aber meiner Deutung nicht zustimmen und führt zu seiner Unterstützung an, ich hätte diese Deutung in der 18. Studie selbst wieder aufgegeben. Darin hat FRORIEP aber nur in so weit Recht, als ich, wie ich schon mehrfach und oben pag. 227 ausgesprochen habe, die damals auf Taf. 14 Fig. 5 mit *v*, *w*, *x* bezeichneten Hohlräume irrthümlich für Urwirbel erklärte, da sie doch nur Hohlräume der Seitenplatten bildeten. Für *s*, *t*, *u* halte ich auch heute noch, wie diese beiden Studien beweisen, meine damalige Auffassung für durchaus richtig und kann mich der FRORIEP'schen Meinung, diese Partie des Kopfmesoderms sei ungegliedert, nicht anschließen. Dass die Gliederung nicht durchgeführt ist, wie bei den Rumpfsomiten, ist ja ohne Weiteres klar, aber in diesem ausschließlich graduellen Unterschiede die Begründung für die Annahme von »zwei genetisch differenten Abschnitten der Kopfanlage« zu sehen, scheint mir in mehr als einer Beziehung verfehlt.

Zunächst handelt es sich freilich um Feststellung dessen, was FRORIEP unter »genetisch different« versteht — eine Feststellung, die nicht leicht ist, da sie nur erschlossen werden kann. In seinen im Anat. Anz. 21. Bd. 1902 erschienenen »Bemerkungen zur Kopffrage« heißt es (pag. 548): »zu Anfang des Stadiums *D* ist die Urwirbel-

säule an ihrem rostralen Ende complett, der Urkopf (wenn ich so sagen darf) d. h. der Visceralbogentheil oder präspinale Abschnitt des Kopfes dagegen nur durch das den Urdarmgrund umfassende Mesoblast repräsentirt. Die im anschließenden Stadium *E* sich bildende 1. Visceraltasche wird von diesem primären Kopfmesoblast ganz umgeben, derart, dass auch eine dorsale Zone (später van Wijhe's II. u. III. Somit) vorhanden ist, an welche sich caudalwärts das rostrale Ende der Urwirbelreihe unmittelbar anschließt. Nachdem dann im Stadium *F* die 2. Visceraltasche angelegt und dadurch der ebenfalls noch zum primären Kopfmesoblast gehörige Hyoidbogen abgegrenzt ist, geht das Wachsthum des Kopfmesoblasts nur in der ventralen Zone caudalwärts weiter, und es kommt so, unter Mitwirkung der gleichzeitig ebenfalls in caudaler Richtung fortschreitenden Bildung der 3., 4. etc. Visceraltaschen zur Entstehung des 3., 4. etc. Bogens, welche keine zugehörigen dorsalen Mesoblasttheile zu haben scheinen und, da sie relativ sehr spät (erst vom Stadium *G* ab), man könnte fast sagen nachträglich, entstehen, vielleicht vorläufig als secundärer Kopfmesoblast zusammengefasst werden könnten.«

Aus diesen Worten geht nicht hervor, was Froriep unter genetisch different versteht, wohl aber, dass er von functionell differenten Leistungen der Mesoblastbildung im Selachier-Embryo spricht: die eine, welche in Urwirbel- und Cölombildung ihren Ausdruck findet, eine zweite, welche »nur durch das den Urdarmgrund umfassende Mesoblast« gebildet wird, aus welchem nachher der ganze »Visceralbogencomplex« incl. III. Kopfhöhle, Mandibular- und Prämandibularhöhlen mit allem Zubehör hervorgehen sollen. Dass Froriep aber einen Unterschied in der Constitution der beiden Mesoblastarten annimmt, geht aus den Worten hervor, durch die er auf pag. 550 »das dicht gefügte Gewebe der Visceralbogen sich gegen das Parachordalgewebe stellenweise recht scharf absetzen« lässt, »besonders die Zellenstränge, in deren Achse später die Visceralbogenhöhlen erscheinen, bilden je an ihrem dorsalen Ende eine tamponähnliche abgerundete Verdickung, welche . . . ihre differente Natur gegenüber dem im dorsalen Gebiet sich anschließenden Mesenchym deutlich bewahrt.« Die Zellenstränge mit der tamponähnlich abgerundeten Verdickung sind, wie ich schon in der 22. Studie pag. 640 hervorhob, nichts Anderes als die Seitenplatten der vorderen Somite; aus ihnen geht die Kiemenbogenmuskulatur hervor; will Froriep noch von besonderen Visceralbogenhöhlen sprechen, so

mag er das, soll aber dann sagen, was das Wort »später« bedeutet, da diese »Höhlen« von Anfang an bestehen, freilich in verschiedener Deutlichkeit. Dass sich diese Zellstränge gegen das Parachordalgewebe stellenweise scharf absetzen, ist selbstverständlich, wie sich eben zukünftige Muskeln gegen andere Gewebe scharf abzusetzen pflegen; das braucht desshalb nicht auf genetisch differente Abschnitte in der Kopfanlage bezogen zu werden. Ich habe in der 22. Studie schon hervorgehoben, wie allerdings ein beträchtlicher Gegensatz zwischen den Visceralbogen und den dorsalen Kopftheilen besteht, in so fern die ersteren durch Mesectoderm erfüllt werden, was FRORIEP entgangen ist. Das Übersehen der wirklich differenten Genese des letzteren Gewebes bewirkt, dass FRORIEP's Annahme, ein präspinaler Körperabschnitt, der Träger der Respirations- und aller Sinnesapparate, stülpe sich über das rostrale Ende des spinalen Abschnittes, d. h. des Locomotionsapparates oder späteren Rumpfes herüber (l. c. pag. 549), einer ausreichenden Grundlage beobachtbarer Entwicklungsvorgänge entbehrt. Ich habe bereits, wie eben erwähnt, in der 22. Studie den Angaben FRORIEP's vom Vorhandensein einer besonderen Kopfganglienleiste, welche sich über die Rumpfganglienleiste hermache und sie in ihrem Anfangstheile vernichte, die ausführlichsten Gegenbeweise gewidmet; ich kann ebenso wenig FRORIEP's Angaben über einen genetisch differenten Kopfmesoblast zustimmen, durch dessen caudalwärts gerichtete Ausbreitung der gesammte Branchialapparat hervorgerufen werden soll. Dessgleichen erscheint es mir unthunlich, mit FRORIEP an eine Rolle der Chorda zu glauben, wie er sie auf pag. 547 ausmalt. Nach meinen eigenen Untersuchungen (die darin mit NEAL u. a. übereinstimmen) hat sich das vordere Ende der Chorda allmählich rückgebildet — offenbar im Verfolge desselben phylogenetischen Geschehens, das auch die Muskulatur des Vorderkopfes eingeschränkt, die Kopfbeuge producirt und die Schädelentwicklung sowie die dadurch herbeigeführte Starrheit des Kopfes verursacht hat, wodurch außer für die Bewegung des Auges keiner weiteren Muskulatur Gelegenheit zur Function blieb. Diese Rückbildung aber in der von FRORIEP auf pag. 549 geschilderten Weise zu deuten, erscheint mir nicht nur unbegründet: mir ist die Vorstellungsweise nicht einmal zugänglich, auf welche FRORIEP sich dabei zu stützen scheint, die ich desshalb auch nicht zu resumiren vermag und dem Leser im Original aufzusuchen überlassen muss. Und ebenso wenig kann ich FRORIEP in seinen Entwürfen über eine primitive Leibesgliederung

der Chordonier in Protosoma, Mesosoma und Metasoma folgen, die er im Anschluss an VAN WIJHE und MASTERMAN ausspricht: ich kann mir dabei nichts denken, sehe vielmehr in diesen Ausdrücken nur inhaltlose Schemata, von derengleichen die an sich schon in Misscredit gerathene phylogenetische Forschung bisher nur allzu viel gelitten hat, und die sie sich mit aller Gewalt vom Leibe halten sollte, wenn sie die hochfahrende Kritik, die ihr von der so völlig andere Ziele verfolgenden Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie zu Theil wird, in die gebührenden Schranken zurückweisen und ihre selbständige und fundamentale Bedeutung als historisch-biologische Disciplin erhärten will.

Buchstabenerklärung.

Add.M, *Add.m* Adductor mandibulae.
Ao Aorta.
Ch Chorda.
Ch.Ent Chorda-Entoblast.
Cr.ceph Circulus cephalicus.
D Darm.
Do Dotter.
Ect Ectoderm.
Ent Entoderm.
Ent.Zw Zwischenplatte der Prämandibularhöhle.
G.acust. Acusticus-Ganglion.
G.c, *G.cil* Ganglion ciliare.
G.Fa, *G.fac* Facialis-Ganglion.
G.G, *G.g* Ganglion Gasseri.
G.Gl, *G.gl.* Glossopharyngeus-Ganglion.
G.vag Vagusganglion.
Gef Gefäß und gefäßbildende Zellen.
Hy, *H Hy* Hyoidspalte.
Hy.H Hyoidhöhle.
Hy.Schl Hyoidschlauch.
Hyp. Hypophyse.
Inf Infundibulum.
III K.H, *III Kopfh* III. Kopfhöhle.
L Linse.
Md Mund.
Md.H Mandibularhöhle.
Md.H$_2$ in Auflösung begriffener Zusammenhang zwischen Rectus externus und Adductor mandibulae.
Md.H.Rect.ext der aus der Mandibularhöhle stammende Theil des Rectus externus.
Md.Schl Mandibularschlauch.
Md Schl.Add.m Mandibularschlauch in Umwandlung zum Adductor mandibulae.
Med.F Medullarfalte.
Medul Medulla.
Mes, *Mesod* Mesoderm.
Mesect Mesectoderm.
Mesect.Pl Mesectodermzellen, welche die PLATT'sche Kopfhöhle umgeben.
Mesect.Tr.Pl Mesectoderm, das aus der Trigeminusplatte stammt.
Mesench Mesenchymzellen.
N Nase.
Neurop, *Np* Neuroporus.
Obl.inf. Musculus obliquus inferior.
Ob.s, *Obl.sup.* Musculus obliquus superior.
Oc Auge.

Occ.Urw Occipitalurwirbel.
Oculom / *Oculomot* Nervus oculomotorius.
Ohr Ohr.
Ohrbl Ohrblase.
Ophth.prof Nervus ophthalmicus profundus.
Opt Nervus opticus.
Pl PLATT'sche Kopfhöhle (anterior head cavity).
Pl1 unterste Spitze der PLATT'schen Kopfhöhle.
Pr / *Pr.H* Prämandibularhöhle.
Praem Prämandibularzellmasse.
Praem 1 Vordere / *Praem 2* Hintere Prämandibularzellmasse.
Praem 1. Chiar. vordere abgetrennte Prämandibularzellen = CHIARUGI-sche Blase.
Praem.H Prämandibnlarhöhle.
Praem.Zw. Zwischenstück der Prämandibularhöhle.
R.mand Ramus mandibularis trigemini.
R.max Ramus maxillaris trigemini.
Rect.ext Musculus rectus externus.
Rect.ext.III.Kopfh hinterer aus der III. Kopfhöhle stammender Abschnitt des Musculus rectus externus.
Rect.ext.Md.H der aus der Mandibularhöhle stammende Theil des Musculus rectus externus.
Rect.inf Musculus rectus inferior.
Rect.int Musculus rectus internus.
Rect.sup Musculus rectus superior.
Sa Sattelhirnbeuge.
Scl Sklera.
Scl.Mes Sklerotommesoderm.
Seit Seitentheil der Mandibularhöhle.
Sin.ceph Sinus cephalicus.
Spr / *I.Spr* Spritzlochspalte.
Spr.Art Spritzlocharterie.
Thy Thyreoidea.
Tri Commissur zwischen Ganglion Gasseri und Ganglion ciliare.
Trig Trigeminus.
Urw Urwirbel, Urwirbelanlagen, Urwirbelreste.
V.H Vorderhirn.
Vd Vorderdarm.
Z Schlauch, der das Prämandibularzwischenstück mit dem Ectoderm der Kopfbeuge verbindet.
Zwi Zwischenstück der Prämandibularhöhle.

Die Bedeutung der Zeichen α, β, γ, x und y ist in der Tafelerklärung zu finden.

Tafelerklärung.

Tafel 1.

Alle Figuren betreffen *Torpedo marmorata.*

Fig. 1. XXXIII 92, III 10. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 2,8 mm. Der Schnitt geht durch die mittlere Sagittalebene und zeigt den Vorderdarm (*Vd*) in Zusammenhang mit der vor ihm liegenden und von ihm nicht trennbaren Prämandibularzellmasse (*Praem*), in welche von hinten her die Chorda (*Ch*) einläuft. An zwei Stellen steht das Entoderm des Vorderdarmes mit dem Ectoderm in dichtem Zellcontact. Vergr. 190.

Fig. 2. XXXIII 86, IV 8. Gleichfalls ein Sagittalschnitt durch einen andern Embryo von 2,8 mm Länge. Der Schnitt geht schräg durch den Vorderkopf und zeigt vier Contactstellen des Vorderdarmes mit dem Ectoderm, an welchem Contact sich aber auch die Zellmasse der Prämandibularhöhle betheiligt. Vergr. 130.

Fig. 3 u. 4. XXXIII 279, IV 9 u. 11. Sagittalschnitte durch einen Embryo von

1.5 mm. Fig. 3 liegt seitlicher, Fig. 4 näher der Mittellinie; auf Fig. 3 sieht man Spuren von Urwirbelbildung bei *y*; es bleibt zweifelhaft, ob dieselben nur der Mandibular- oder auch der Prämandibularhöhle zuzurechnen sind. Vergr. 190.

Fig. 5. XXXIII 280, I 17—22. Projection eines in Horizontalschnitte getheilten Embryos von 1,5 mm, um das Auseinanderweichen der Kopfplatten zu vergegenwärtigen. Die Medullarwülste zeigen noch keine Spur eines Aufrichtens behufs der Bildung eines Rohres. Bei *Mesod* ist das Mesoderm angeschnitten. Vergr. 51.

Fig. 6. XXXIII 279, IV 11. Embryo von 1,5 mm Länge. Sagittalschnitt, welcher vorn durch die Mittelebene, hinten etwas seitlich gefallen ist, so dass die Urwirbel getroffen sind. Diese Figur soll die ursprüngliche Lage des Vorderkopfes zeigen, ehe der Anfang einer Hirn- und Kopfbeuge gemacht wird. Die Medullarplatten sind wie bei der vorigen Figur noch ganz offen, an dem ventralen Ectoderm des Vorderkopfes ist keine Spur einer Knickung zu sehen. Vergr. 51.

Fig. 7—15 sind dazu bestimmt, den Process der Hirn- und Kopfbeuge zu illustriren.

Fig. 7. XXXIII 86, IV 6 zeigt bei dem Embryo, der schon auf Fig. 2 abgebildet ward und 2,8 mm lang ist, eine leichte Beugung der Bodenplatte des Hirns, die spätere Sattelspalte (*Sa*), und dementsprechend eine Krümmung des Vordertheiles der Chorda, während die ventrale Ectodermwandung noch keine Veränderung erkennen lässt. Die Medullarwülste sind bereits in der ganzen Länge des Embryos aufgerichtet, aber noch nirgends geschlossen, so dass auch noch kein vorderer Neuroporus existirt. Vergr. 55.

Fig. 8. XXXIII 59, I 6. Embryo von 3,1 mm Länge. Das Medullarrohr ist geschlossen, und bis zur Vagusregion hat schon eine Wucherung des Medullardaches zur Herstellung der Ganglienleiste angefangen. Spritzloch und Hyoidsack sind beträchtlich ausgebuchtet; die Hirnbeuge bildet schon einen rechten Winkel (*Sa*). Die Chorda ist entsprechend gekrümmt, das ventrale Ectoderm erleidet eine flache Beugung durch das Vorwölben des Vorderhirns. Vergr. 55.

Fig. 9. XXI 555, II 12—14. Componirter Sagittalschnitt eines Embryos von 3,2 mm. Der Neuroporus bereitet sich zur Schließung vor, aber 3 Schnitte zeigen noch das Lumen. Der Sinus cephalicus wächst, die Hirnbeuge (*Sa*) fängt an, Platz für Mesodermgewebe zu schaffen, ist aber noch gerundet. Die Kopfbeuge zeigt eine gleichfalls gerundete aber vertiefte Einsenkung des ventralen Ectoderms. Vergr. 55.

Fig. 10. XXXIII 89, III 8—11. Componirter Sagittalschnitt durch einen Embryo von 3,5 mm Länge. Der Neuroporus ist dicht vor dem Schluss. Nur ein Schnitt geht noch durch das Lumen. Die Hirn- und Kopfbeuge sind stärker accentuirt, der Sinus cephalicus ist größer und dadurch die Chordabeugung stärker. Vergr. 55.

Fig. 11. XXI 568, II 1. Embryo von 5,5 mm. Der Schnitt führt nicht genau durch die Mitte, sonst würde er den zwar geschlossenen Neuroporus aber die noch bestehende geringe Verbindung zwischen Ectoderm und Vorderhirn an dieser Stelle aufweisen. Die Mundspalte ist wenn auch nicht auf dem abgebildeten Schnitt, aber doch schon an einigen Stellen durchgebrochen. Der innerste Winkel des eingeknickten ventralen Ectoderms liegt vor dem obersten Winkel des Entoderms

dahinter die Prämandibularzellmasse: an dieser Stelle entsteht die Hypophyse. Der Sinus cephalicus schwillt immer mehr an, und der Raum zwischen Chorda und Bodenplatte des Hirnrohres (Sattelbeuge *Sa*) wird immer höher. Vergr. 55.

Fig. 12. XXI 566, III 9. Embryo von 6 mm. Die Verhältnisse wie bei dem vorigen, nur noch etwas gesteigert. Vergr. 55.

Fig. 13. XXXIII 262, IV 2. Embryo von 7 mm Länge. Die Mundspalte bricht an verschiedenen Stellen durch, das Vorderhirn ist in der Gegend des Neuroporus von dem Ectoderm ganz abgelöst. Die Kopfbeuge ist bis zur Einklemmung des innersten Stückes der ursprünglichen ventralen Ectodermwandung fortgeschritten, aus dem die Hypophyse sich entwickeln wird. Vergr. 55.

Fig. 14. XXXIII 249, V 4. Embryo von 9 mm Länge. Der Mund ist weit offen, die Hirnbeuge (*Sa*) hat einen großen Raum zwischen Chordaende und Hirnrohr geschaffen. Die Prämandibularhöhle ist durch einen Querschnitt der entodermalen Zwischenplatte repräsentirt, welche dicht vor der beginnenden Hypophyse liegt. Vergr. 55.

Fig. 15. XXXIII 227, III 8. Embryo von 11 mm Länge. Die Hypophyse ist weiter ausgebildet, ihre Wandungen liegen aneinander, von den ursprünglich darunter liegenden Theilen des Entoderms (SEESSEL'scher Tasche etc.) ist nichts mehr vorhanden. Der Raum zwischen Chordaende und Hirnrohr, die Sattelbeuge (*Sa*), erhöbt sich immer mehr, fängt aber zugleich an sich zu verschmälern. Vergr. 55.

Tafel 2.

Alle Abbildungen betreffen *Torpedo marmorata.*

Fig. 1—7. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 10 mm Länge, wobei die Fig. 7 das Situationsbild darstellt. XXXIII 213.

Fig. 1 zeigt den seitlich äußersten Schnitt, welcher durch die beiden vordersten Theile der Mandibularhöhle gegangen ist, aus denen der Musculus obliquus superior (*Ob.s*) hervorgeht. (XXXIII 213, II 5.) Vergr. 130.

Fig. 2 zeigt nur noch den hinteren der beiden Theile, der vordere geht schon in die Haupthöhle der Mandibularhöhle über. Bei *Pr.H* wird die äußerste Zellschicht der Prämandibularhöhle getroffen. *G.c* Ciliarganglien, *G.G* Ganglion Gasseri. (XXXIII 213, II 4.) Vergr. 130.

Fig. 3 zeigt den nächsten Schnitt. Die Elemente des Obliquus superior sind in die Mandibularhöhle aufgegangen, die Prämandibularhöhle (*Pr.H*) ist in ihrer äußeren Wandung getroffen. (213, II 3.) Vergr. 130.

Fig. 4 zeigt auf dem nächsten Schnitt in der Mandibularhöhle (*Md.H*) bei *y* die viscerale Wandung derselben, welche durch Blutgefäße von innen nach außen in das Lumen der Mandibularhöhle selbst hineingedrängt wird, wie man leicht auf Horizontalschnitten (vgl. Taf. 3 Fig. 14 u. 15) erkennt. Die Prämandibularhöhle beginnt ihr Lumen zu zeigen. (213, II 2.) Vergr. 130.

Fig. 5. Fortsetzung auf dem nächsten Schnitt, über den Besonderes nicht zu sagen ist, außer dass die viscerale Lamelle der Mandibularhöhle deutlicher wird. (213, I 11.) Vergr. 130.

Fig. 6 zeigt die Mandibularhöhle gerade unter der Commissur, welche das

Ganglion ciliare mit dem G. Gasseri verbindet. Das Lumen der Mandibularhöhle geht hier durch den engen Canal γ in den Canal des ventralen Abschnittes der Mandibularhöhle, also der eigentlichen Höhle des späteren Adductor mandibulae, über. Bei x ist das Knie zu erkennen, welches in den Halbcanal resp. sein Lumen führt, durch welches man in die hinteren Urwirbel der Mandibularhöhle gelangt, die mit der III. Kopfhöhle der Autoren in Zusammenhang stehen (vgl. Fig. 15—18). Die innere Wandung der Mandibularhöhle in dem Abschnitt zwischen den beiden Ganglien ist so weit nach innen hineingewölbt, dass sogar in der Mitte schon das eindrängende Blutgefäß selber angeschnitten ist (*Gef*). (XXXIII 213, I 9.) Vergr. 130.

Fig. 7 ist das Situationsbild für die vorhergehenden Schnitte, welches dadurch aufklärend wirkt, dass es die ganze Länge der Mandibularhöhle, die Kopfbeuge, die Ganglien und das Entoderm in situ darstellt. (XXXIII 213, I 9.) Vergr. 30.

Fig. 8—11. Sagittalschnitte durch die andere Seite desselben Embryos, um die Somite zu zeigen, aus welchen sowohl der Obliquus superior als auch der gesammte Rectus externus hervorgeht. (XXXIII 211.)

Fig. 8. Schnitt durch die Masse des späteren Obliquus superior. (XXXIII 211, III 1.) Vergr. 130.

Fig. 9. Der Theil der Mandibularhöhle, welcher unter der Commissur von G. ciliare zu G. Gasseri liegt und bereits die eingestülpte viscerale Wandung y zeigt (XXXIII 211, III 5) und in den vorderen Abschnitt von

Fig. 10 führt, welcher den Theil der Mandibularhöhle darstellt, der die Verbindung mit dem unter dem G. Gasseri gelegenen und zur III. Kopfhöhle der Autoren führenden hinteren Abschnitt der Mandibularhöhle bildet. Dieser Theil liegt vor den beiden parallelen Linien, welche die Fig. 10 durchsetzen. Dahinter liegen die Gebilde, welche aus den über dem Spritzlochsack liegenden Urwirbeln und den caudalen Theilen der Mandibularhöhle hervorgegangen sind — aus beiden Abschnitten geht später der M. rectus externus hervor. (XXXIII 211, III 9 + 13.) Vergr. 130.

Fig. 11. Situationsbild zur Verdeutlichung der Fig. 10 (XXXIII 211, III 9 + 13). Vergr. 20.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch einen Embryo (XXXIII 96, III 9) von 3,2 mm Länge, um die doppelte Natur der visceralen Partie der Mandibularhöhle zu zeigen. Vergr. 130.

Fig. 13 u. 14. Sagittalschnitte durch die Mandibularhöhle eines Embryos (MAYER 421, IV 6 u. 421, IV 7 + 8) von 5 mm Länge, um die Spaltung der ventralen Partie, d. h. derjenigen, aus welcher der Adductor mandibulae hervorgeht, zu zeigen und zugleich ihre Beziehungen zu den einzelnen Partien der Mandibularhöhle und ihrer Hohlräume zu erläutern. Vergr. 130.

Fig. 15. Combinirter Sagittalschnitt durch einen Embryo (XXXIII 89, IV 9 + 10) von 3,5 mm Länge, um den Zusammenhang der auf Fig. 10 in vorgeschritteneren Stadium dargestellten Somite der III. Kopfhöhle der Autoren mit der Mandibularhöhle zu zeigen. Bei x das angeschnittene Lumen, welches von der Haupthöhle der Mandibularhöhle in die hinteren Somite derselben führt. Vergr. 130.

Fig. 16. Combinirter Sagittalschnitt durch einen Embryo XXXIII 94, III 11 + 14) von 3,6 mm Länge, welcher dasselbe wie Fig. 15 zeigt, bei x aber den Zusammenhang der Lumina aufweist. Vergr. 130.

Fig. 17. Sagittalschnitt durch einen Embryo XXXIII 256, II 13) von 8 mm Länge. Dieser Schnitt bildet ein Mittelglied zwischen Fig. 16 und Fig. 10 in der Darstellung der Somite, aus welchen der M. rectus externus hervorgeht, also aus der III. Kopfhöhle der Autoren *III.Kpfh*) und dem ganzen Bereich der Mandibularhöhle (*Md.H*), deren Zusammenhang mit dem ventralen Theil noch unversehrt ist. Vergr. 130.

Fig. 18. Combinirter Sagittalschnitt durch einen Embryo XXXIII 208, IV 7 + 8 + 12) von 11 mm Länge. Diese Figur ist in eine Ebene projicirt, obschon die vordere Partie weiter lateralwärts, als die hintere gelegen ist. Sie soll dazu dienen, die Entstehung des Rectus externus aus den einzelnen Somiten der III. Kopfhöhle und der Mandibularhöhle bis zu ihrer Berührung mit der Prämandibularhöhle zu veranschaulichen. Der Canal, welcher die Mandibularhöhle ventralwärts mit den Seitenplatten verbindet, aus denen der Adductor mandibulae hervorgeht, ist noch intact. Man vergleiche die Figuren 6, 10 und 18, um einen Gesammtüberblick zu haben. Vergr. 130.

Tafel 3.

Sämmtliche Figuren betreffen *Torpedo marmorata*.

Fig. 1—12. Horizontalschnitte durch einen Embryo von 2,5 mm Länge (XXI 557). Die Abbildungen zeigen die Mandibularhöhle in dorso-ventral auf einander folgenden Schnitten. Vergr. von Fig. 1—11 130, Fig. 12 50.

Fig. 1. Schnitt durch das Grenzgebiet der III. Kopfhöhle zur Mandibularhöhle. Bei *Urw* sieht man die den Urwirbeln homodyname Partie, aus welcher dasjenige Stück des Rectus externus gebildet wird, welches aus den über dem Spritzlochsack gelagerten Somiten hervorgeht und sich mit den homodynamen Theilen der Mandibularhöhle verbindet. Bei *Mes* sind Mesenchymzellen abgebildet, welche aus den Wandungen der Mandibularhöhle dorsalwärts hervorsprossen.

Fig. 2 zeigt bei *Urw* das Urwirbelstück der hintersten Partie der Mandibularhöhle, bei *Seit* die Seitentheile derselben. Die folgenden

Fig. 3—9 zeigen bei *Urw* theils Urwirbelreste, theils Sklerotomabschnitte, bei *Seit* Seitentheile der Mandibularhöhle mit den in einander laufenden Lumina der Halbcanäle, die schließlich alle in das Gesammtlumen der ventralen Partie der Mandibularhöhle auf Fig. 10 u. 11 einlaufen. *Ch* ist die Chorda, welche aber auf

Fig. 10 u. 11 nicht mehr von den übrigen Zellen der an die Chorda sich anschließenden Prämandibularhöhle *Pr* zu sondern ist. Zwischen Prämandibularhöhle und Darm liegen gefäßbildende Zellen (*Gef*).

Fig. 12 zeigt das Situationsbild der Fig. 11 bei Vergr. 50.

Fig. 13—17. Horizontalschnitte durch einen Embryo (XXXIII 232) von 11 mm Länge, um die Differenzirung der Mandibularhöhle zu zeigen.

Fig. 13 zeigt außer dem Sinus cephalicus (*Sin.ceph*) einen großen Blutraum (*Gef*), der durch Zusammenfluss einer Anzahl von wandungslosen Blutbahnen des Vorderkopfes gebildet wird, deren Bedeutung an anderer

Stelle klar gelegt werden wird. Die Mandibularhöhle ist an einer dorsal gelegenen Stelle geschnitten, aber unterhalb der Commissur zwischen Ganglion ciliare (*G.cil*) und Ganglion Gasseri (*G.G*); bei *Urw* ist die Urwirbelpartie getroffen, welche dorso-caudalwärts mit der III. Kopfhöhle in Zusammenhang steht, und aus welcher die Fasern des M. rectus externus hervorgehen, welche den Mandibularhöhlenabschnitt dieses Muskels bilden. Bei *Obl.sup* sieht man die Zellen, welche als Obliquus superior sich später abtrennen (vgl. Fig. 18 *Obl.sup*). XXXIII 232, I 3. Vergr. 130.

Fig. 14 zeigt einen weiter ventral liegenden Schnitt; der große Blutraum hat die viscerale Wand der Mandibularhöhle ganz eingedrückt, so dass das Lumen zwischen beiden Wandungen ganz schmal geworden ist. Der Urwirbelabschnitt (*Urw*) ist aber sehr deutlich und geht später in den Rectus externus über. (232, I 6.) Vergr. 130.

Fig. 15. An Stelle des großen Blutraumes ist die Prämandibularhöhle getreten, mit ihrem hinteren Theile, wie er aus dem die Zwischenplatte darstellenden Canal hervorgeht und neben dem G. ciliare sich anschickt, zu der vorderen größeren Höhle sich auszugestalten. Auch hier ist der Urwirbelabschnitt wieder sehr deutlich (*Urw*), ebenso die von dem Blutraum eingedrückte, vor der Auflösung stehende innere Membran der Mandibularhöhle. Bei *Obl.sup* der Aufsatz, welcher zum Obliquus superior wird. (232, I 8.) Vergr. 130.

Fig. 16. Der ventralst gelegene Schnitt, welcher von der Mandibularhöhle nur noch die zum Adductor mandibulae werdende ventrale Partie zeigt, neben dem G. ciliare aber die Prämandibularhöhle und ein Stück des N. oculomotorius (*Oculomot*). XXXIII 232, I 11. Vergr. 130.

Fig. 17. Situationsbild der vorstehenden vier Figuren. XXXIII 232, I 6. Vergr. 20.

Fig. 18 u. 19. Sagittalschnitte eines 11 mm langen Embryos. Mayer 127 u. 128. Vergr. 130.

Fig. 18 zeigt die Mandibularhöhle zwischen G. Gasseri und G. ciliare noch im Zusammenhange mit Obliquus superior und Adductor mandibulae, also in integro, aber schon im Begriff sich aufzulösen. Bei *Gr* sieht man die großen Bluträume, welche auf Fig. 13—15 horizontal geschnitten sind, sich an die Wandung der Mandibularhöhle so heranzudrängen, dass ihre Zellen fast concentrisch um dieselben gelagert erscheinen. Bei *Rect.ext* ist der vordere Theil des Rectus externus angeschnitten, der dicht hinter dem G. ciliare verläuft. Bei *x* ist das Knie zu erkennen, welches in die hinteren Lumina der Mandibularhöhle führt, die sich hier aber schon von den Somiten abgetrennt haben. (Mayer 127, III 10.) Vergr. 130.

Fig. 19 zeigt bei demselben Embryo den M. rectus externus in seinem hinteren Abschnitt (*Rect.ext. III.Kpfh*), wo er durch Umwandlung der die III. Kopfhöhle der Autoren bildenden drei Somite hergestellt wird, und in seinem vorderen, bis vor das Gangl. Gasseri gehenden Abschnitt, wo er aus den hinteren Theilen der Mandibularhöhle gebildet wird und sich weiterhin lateralwärts an die in Fig. 18 dargestellte Partie anschließt. (Mayer 128, I 6.) Vergr. 130.

Fig. 20. Situationsbild für die beiden Schnitte Fig. 18 u. 19. Vergr. 20.

Tafel 4.

immtliche Figuren stellen Sagittalschnitte von Embryonen von *Torpedo ocellata* ır. Sie sind etwas schematisirt, um sowohl den Zusammenhang der Mandibularhöhle als auch die zunehmende Hirn- und Kopfbeuge darzustellen.

ig. 1 u. 2. Embryo von 1,5 mm Länge. (XXXIX 580, III 3 u. III 21.) Das Mesoderm umgiebt das Entoderm in gleichmäßiger Weise; die Chorda ist vorn noch nicht von der Prämandibularmasse zu unterscheiden. Die Medullarplatten sind noch völlig offen; bei *x* wird der vordere Neuroporus sich bilden, von *x* nach dem Dotter zu liegt das ventrale Ectoderm, welches später die Kopfbeuge erleidet. Vergr. 45.

g. 3 u. 4. Embryo (XXXIX 579, III 27 u. III 13) von 1,5 mm Länge. Zeigt ähnliche Verhältnisse. Die Kopfplatten sind aber im Begriff, zur Rohrbildung sich zusammenzuschließen. Das ventrale Kopfectoderm zeigt noch keine Spur einer Kopfbeuge. Vergr. 45.

g. 5—8. Embryo von 1,7 mm Länge. (XXXIX 611, III 2, 3, 4, 19.) Die Hirnbeuge hat angefangen und wirkt auf die Gestaltung der Mandibularhöhle (*Md.H*) ein, deren dorsaler Contur eine halbkreisförmige Krümmung erlitten hat. Eine Kopfbeuge — durch die Krümmung des ventralen Ectoderms — ist noch nicht zu erkennen. Vergr. 45.

ig. 9—13. Embryo von 2 mm Länge. (XXXVIII 9, I 7, 8, 9, 10, 15.) Die Mandibularhöhle ist durch die Hirnbeuge noch weiter beeinflusst: bei *Sa* auf Fig. 13 zeigt sich der Beginn der Sattelbeuge; eine Kopfbeuge mit Einknickung des ventralen Kopfectoderms ist noch nicht vorhanden. Vergr. 45.

ig. 14 u. 15. Embryo von 3 mm Länge. (XXXVIII 78, I 11 + 12, II 2.) Die Mandibularhöhle lässt die Bildung der Halbcanäle erkennen. Die Ausstülpung des Spritzlochsackes (*Spr*) drängt die Seitenplattenelemente nach vorn zusammen. Die Hirnbeuge (*Sa*) ist schon rechtwinkelig, die Kopfbeuge beginnt durch allmähliche Vorwölbung des ursprünglich ventralen Abschnittes des Vorderhirns (ventro-caudalwärts vom Neuroporus) sich in der Gegend der späteren Hypophyse zu krümmen. Vergr. 45.

ig. 16—21. Embryo von 4 mm Länge. (XXXVIII 76, III 4, 3, 2, 1.) Fig. 20 zeigt die combinirten gleichnamigen Schnitte der andern Seite, Fig. 21 durch die Mittelebene. Die Mandibularhöhle zeigt die Halbcanäle und ihre Lumina; die Kopfbeuge ist sehr deutlich als eine beträchtliche Krümmung des ventralen Kopfectoderms zu erkennen, deren Tiefpunkt, die spätere Hypophysis, noch durch eine Aufrichtung derjenigen Partie des Ectoderms, welche der späteren Mundspalte entspricht, verstärkt wird. Vergr. 45.

ig. 22. u. 23. Embryo von 5 mm Länge. (XXXVIII 69, III 2 u. II 11.) Die Kopfbeuge ist bereits so beträchtlich geworden, dass die ventrale Partie der Mandibularhöhle (*Add.M*), aus welcher der Adductor mandibulae hervorgehen wird, sich so aufgerichtet hat, dass ihre ursprünglich ventrale Seite frontal geworden ist. Die eigentliche dorsale Partie der Mandibularhöhle sitzt jetzt wie Knospen in einem Kelchglase; die Prämandibularhöhle befindet sich gerade an der tiefsten Stelle der Kopfbeuge, welche jetzt durchaus spitzwinkelig geworden ist. Vergr. 45.

Fig. 24 u. 25. Embryo von 7 mm Länge. XXXVIII 16, II 6—12. II 1.) Fig. 25 ist eine combinirte Zeichnung von 7 Sagittalschnitten, um den Zusammenhang der Lumina der einzelnen Halbcanäle der Mandibularhöhle zu zeigen, welche mehrfach variirt (vgl. Fig. 22 u. Fig. 26). Die Kopfbeuge (Fig. 25) ist nun schon so groß, dass die ventrale Ectodermwandung in so spitzem Winkel geknickt ist, dass ihre beiden Schenkel fast einander berühren. Wenn die Mundöffnung durchbricht, so bildet die ursprünglich vordere Partie des Ectoderms die Gaumenwand der Mundhöhle. Die Sattelkrümmung *Sa* ist sehr beträchtlich geworden, ebenso der Sinus cephalicus (*Sin.ceph*), zwischen denen die Chorda sich immer mehr zurückbildet. Vergr. 45.

Fig. 26. Combinirter Sagittalschnitt eines Embryos von 8 mm Länge. (XXXVIII 29. I 7—13.) Zeigt dasselbe wie Fig. 22, nur mit anderen Varianten. Vergr. 45.

Fig. 27. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 10 mm Länge. (XXXVIII 58, III 9.) Die ventrale Partie der Mandibularhöhle *Add.M* ist nun so weit aufgerichtet, dass sie mit den übrigen Visceralbogenhöhlen parallel läuft und den Eindruck macht, als sei sie ein seriales Homologon derselben, was doch nicht der Fall ist, da sie ursprünglich ventral lag und mit der Längsachse des Körpers parallel gerichtet war. Ihre Umlagerung ist die Folge der sich stetig vergrößernden und vertiefenden Kopfbeuge. Vergr. 45.

Tafel 5.

Alle Abbildungen beziehen sich auf Embryonen von *Torpedo ocellata*.

Fig. 1—6. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 4 mm Länge (XXXVIII 42, II 11—16), um die Gliederung der Mandibularhöhle in ihren Einzelheiten zu zeigen. Bei *Mesect* sind die Mesectodermzellen angegeben, welche um die Mandibularhöhle herum sich ausbreiten. Bei *Spr.Art* sind die gefäßbildenden Zellen der späteren Spritzlocharterie eingezeichnet, das Lumen der Arterie ist noch nicht streng abgegrenzt. Die Schnitte folgen sich von innen nach außen, so dass Fig. 1 der Medianebene am nächsten gelegen ist. Vergr. 130.

Fig. 7—10. Sagittalschnitte eines Embryos von 17 mm Länge. XXXIX 692 u. 693. Vergr. 130.

Fig. 7 zeigt einen Schnitt durch die Augenblase etwas vor der Stelle ihres größten Durchmessers. Man sieht das Ganglion Gasseri (*G.g*) und das Ganglion ciliare (*G.cil*) dicht an einander gerückt; unter dem G. ciliare, innerhalb der Zellmasse, welche in concentrischer Lagerung die Augenblase umgiebt, sieht man bei *Rect.ext* die äußerste Spitze des M. rectus externus, während bei *Obl.sup* der Obliquus superior und bei *R.sup* der M. rectus superior zu sehen ist. (XXXIX 692, I 3.) Von diesem Schnitt medianwärts gehen 8 Schnitte, die aber hier nicht dargestellt sind, bis zur Innenseite des Zusammenhanges der beiden Ganglion Gasseri und ciliare, und so weit geht auch der M. rectus externus, der genau unter der Commissur hindurchtritt, um sich dann hinter der Commissur hoch aufzurichten, wie er auf

Fig. 8 dargestellt ist. (XXXIX 692, II 2.) Diese dorsale Ausdehnung des

Rectus externus hat nichts mit der Ablösung des Obliquus superior zu thun, welche distalwärts von der Commissur des G. Gasseri und G. ciliare geschieht; sie geht wieder zu Grunde, und von ihr medianwärts erstreckt sich der aus den hinteren Somiten der Mandibularhöhle sich bildende Theil des Rectus externus, wie ihn

Fig. 9 zeigt (XXXIX 692, II 10), an welchen sich auf

Fig. 10 der aus der III. Kopfhöhle der Autoren sich bildende Theil des Rectus externus anschließt. (XXXIX 693, I 5.)

Fig. 11 ist eine Reconstruction aus den Sagittalschnitten desselben Embryos, der von den Fig. 7—10 dargestellt ist; der Augapfel (*Oc*) ist von innen aus dargestellt, bei *Opt* ist der Opticus durchschnitten; *Obl.inf* zeigt den M. obliquus inferior an, in welchen der Oculomotorius (*Oculom*) einmündet. Als Antagonist findet sich dorsal bei *Obl.sup* der M. obliquus superior, während die drei anderen, aus der Prämandibularhöhle hervorgehenden Muskeln *Rect.inf*, *Rect.sup* und *Rect.int* sich der Hinterseite des Augapfels anfügen. Die merkwürdigste Gestalt weist der Rectus externus auf, welcher proximal von G. Gasseri und G. ciliare gelegen eine dreizipfelige Form zeigt: caudalwärts verläuft das aus der III. Kopfhöhle entstehende Stück, das aber unter- und innerhalb des G. Gasseri in ununterbrochenem Zusammenhange mit dem aus der Mandibularhöhle entstehenden größeren Stück verschmolzen ist. Letzteres theilt sich unterhalb der Commissur der beiden Ganglien in einen aufwärts und einen abwärts laufenden Theil, von denen der erstere nicht bestehen bleibt, der letztere aber den dauernden und vordersten Theil des ganzen Muskels bildet. Bei *Ophth.prof* sieht man den N. ophthalmicus profundus, der proximalwärts vom Augapfel aus dem G. ciliare hervorkommt. Vergr. 95.

Fig. 12. Combinirter Sagittalschnitt durch die Mandibularhöhle und III. Kopfhöhle eines Embryos von 9 mm Länge (XXXIII 250, I 4 + 8), um den Zusammenhang der Somite der III. Kopfhöhle mit den Theilen der Mandibularhöhle auch bei *T. ocellata* zu zeigen, wie er auf Tafel 2 Fig. 17 u. 18 von *T. marmorata* dargestellt ward. Vergr. 130.

Tafel 6.

Die Abbildungen stellen Sagittalschnitte durch Embryonen von *Raja batis* dar.

Fig. 1—3. Drei Sagittalschnitte durch einen Embryo von 4,5 mm Länge. (IV 188.)

Fig. 1. Schnitt durch den distalen Theil der Mandibularhöhle, welche weder eine Blase noch Halbcanäle aufweist, sondern ein schwammartiges Gewebe. Bei *Praem.H* ist die Prämandibularzellmasse angeschnitten, bei *Mesect* zeigt sich die Mesectodermproduction der Ganglienleiste, welche aber mit bestimmter Grenze vor der dorsalen Grenze der Mandibularhöhle aufhört und noch nicht ventral weiter gewachsen ist. (IV 188, I 10.) Vergr. 125.

Fig. 2. Ein näher der Medianebene gelegener Schnitt durch die Mandibularhöhle. Bei *Praem.H* ist schon ein beträchtlicherer Theil der Prämandibularzellmasse getroffen; die Mandibularzellmasse zeigt ebenso wie in der vorigen Figur ein schwammartiges Gefüge. Die Mesectoderm-

zellmasse der Ganglienleiste zeigt sich bis beinahe an den vorderen Neuroporus ausgedehnt. (IV 188, I 15. Vergr. 125.

Fig. 3. Dieser Schnitt geht gerade durch die Mittelebene und trifft die Chorda *Ch* mit ihrer Fortsetzung in die Prämandibularzellmasse, welche ihrerseits noch mit dem Entoderm *Ent* in engstem Zusammenhang befindlich ist. *Np* vorderer Neuroporus. (IV 188, II 9.) Vergr. 125.

Fig. 4—6. Drei Sagittalschnitte durch einen Embryo von 6 mm Länge. (IV 189.)

Fig. 4. Der Schnitt geht wie bei Fig. 1 durch die distale Partie der Mandibularhöhle, welche wiederum nur schwammartigen Bau mit einer geringen Höhle am Vorderende zeigt. Die Prämandibularhöhle dagegen beginnt sich deutlich zu markiren. Das Mesectoderm (*Mesect*) ist bereits bis an die ventrale Seite des Adductor mandibulae hinabgestiegen. (IV 189, III 17.) Vergr. 95.

Fig. 5. Ein weiterer medianwärts gelegener Schnitt, welcher die aufgelöste Constitution der Mandibularhöhlenelemente besonders deutlich erkennen lässt, auch die der III. Kopfhöhle. Nur die ventrale Seitenplattenpartie (*Add.M*) zeigt die geschlossene, epithelartige Structur der Wandungen; sie wird auf beiden Seiten von lockeren Mesectodermzellen umgeben. (IV 189, III 12. Vergr. 95.

Fig. 6. Schnitt durch die Medianebene. Die Mundspalte *Md* ist eben im Begriff durchzubrechen; die Entodermwandung *Ent* setzt sich noch in die Prämandibularzellmasse *Praem.H* fort, an welche von hinten und oben die Chorda anstößt. (IV 189. II 16. Vergr. 95.

Fig. 7 u. 8. Weitere Sagittalschnitte durch die Mandibularzellmasse eines Embryos von 5 mm Länge. (IV 190.)

Fig. 7. Schnitt durch die Mandibularhöhlen- und III. Kopfhöhlenzellmasse. Letztere lassen noch eine Spur von Zusammensetzung aus 3 Somiten erkennen, erstere ist zu schwammartiger Consistenz umgewandelt. Die Prämandibularhöhle geht an ihrem caudo-ventralen Ende in dieses schwammartige Gewebe über und nimmt an dem Aufbau des späteren Adductor mandibulae-Schlauches Theil. Letzterer ist von dichten Mesectodermzellmassen umgeben, die sich ebenso um den Hyoidschlauch *Hy.H* herum gelegt haben und mit dem G. acustico-facialis zusammen aus der Ganglienleiste ventralwärts gewandert sind. Auch vor der Prämandibularhöhle *Praem.H* sieht man Mesectodermzellen. (IV 190, III 11. Vergr. 95.

Fig. 8. Schnitt durch die distalere Partie der Mandibularhöhle. (IV 190. III 14. Vergr. 95.

Fig. 9. Schnitt durch einen Embryo von 5,2 mm, um die III. Kopfhöhle mit ihrer somitenartigen Eintheilung zu illustriren. Die Mandibularhöhle ist wie bei den vorhergehenden Figuren zellig aufgelöst. (IV 200, II 2. Vergr. 95.

Fig. 10. Schnitt durch die mediane Sagittalebene eines Embryos von 14 mm Länge. (VI 371, I 6 + 7.) Dieser Schnitt zeigt die sog. Zwischenplatte der Prämandibularhöhle mit ihren mesodermalen Höhlungen und ihrer entodermalen Basis, welche die Zwischenplatte mit der Spitze des Darmes und des Ectoderms der Kopfbeuge resp. der Hypophysisgegend *Hyp* verbindet. Dorsal ragt die Chordaspitze zwischen die beiden mesodermalen Höhlungen hinein. Bei *Md* ist die oberste Partie der halb aus Entoderm, halb aus Ectoderm bestehenden Platte

bestehen geblieben, deren Durchreißung die Mundöffnung herstellt. Vergr. 130.

Fig. 11 u. 12. Schnitte durch einen Embryo von 2,5 mm. IV 219. IV 7 u. 14.

Fig. 11 zeigt einen mehr seitlich geführten Schnitt durch die Prämandibular- und Mandibularzellmasse eines Embryos, der noch keine Spur eines Medullar r o h r e s aufweist. Vergr. 95.

Fig. 12 zeigt den Medianschnitt, welcher die Chordaanlage und die Prämandibularmasse getroffen hat. Vergr. 95.

Tafel 7.

Alle Zeichnungen beziehen sich auf Embryonen von *Raja radiata*.

Fig. 1—9. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 4 mm Länge. VII 507.

Fig. 1. Schnitt durch die Medianebene. Die Prämandibularmasse zeigt den Zusammenhang mit der Chorda, dem Entoderm und in fast völliger Verschmelzung auch mit dem Ectoderm der späteren Kopfbeuge. Vergr. 130.

Fig. 2—9 zeigt Sagittalschnitte (VII 507, 1 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 18), durch welche ebensowohl die Occipitalsomite in ihrer Composition wie auch die III. Kopfhöhle und die Mandibularhöhle deutlich gemacht werden. Die Occipitalsomite zeigen auf Fig. 5—8 die Größe von Squalidensomiten, zugleich aber die Composition dieser großen Somite aus 2 resp. 3 kleineren Somiten, wie wir sie durch *Torpedo* kennen gelernt haben. Auf Fig. 8 sehen wir auch die drei Somite, aus denen die III. Kopfhöhle sich aufbaut, und auf Fig. 5—8 erscheint die Mandibularhöhle in ähnlich schwammartiger Constitution wie bei *Raja batis*-Embryonen auf Taf. 6. Die Prämandibularzellmasse ist auf den Fig. 6—8 wiederum in innigster Verlöthung mit dem Ectoderm zu erkennen. Vergr. 130.

Fig. 9 zeigt den Zusammenhang der III. Kopfhöhlen-Somite mit der Mandibularhöhle und der Prämandibularhöhle, die fast ein untrennbares Ganze bilden. Vergr. 130.

Fig. 10. Ein Sagittalschnitt durch die Medianebene eines Embryos von 8 mm Länge. (VII 501, III 17.) Die Mundspalte ist eben im Durchbrechen begriffen: ob die verdünnte Membran, welche noch den Verschluss bildet, mehr aus Ento- oder Ectoderm besteht, ist nicht zu bestimmen, da vor dem Durchbrechen beide innig verbunden sind. Bei *x* ist ein zelliger Strang zu sehen, welcher die Spitze des Darmes (*Ent*) und des Ectoderms (*Ect*) der Kopfbeuge in der Gegend der Hypophysisbildung mit dem Zwischenstrange der Prämandibularhöhle (*Zwi*) in Verbindung zeigt. Es ist der letzte Rest des eigentlichen Entoderms der Prämandibularzellmasse. Vergr. 130.

Tafel 8.

Alle Abbildungen beziehen sich auf *Acanthias vulgaris*.

Fig. 1—5. Querschnitte durch einen Embryo von 1,5 mm Länge. (XXVI 336.) Vergr. 160. *Ch.Ent* Chordaentoblast, *D* Darmrohr, *Urw* die der Chorda-

anlage nächst gelegenen Zellen, aus welchen die Urwirbel hervorgehen, *Md.H* Mandibularhöhlenwandungen. Bei *x* Spalt der Mesodermanlage.

Fig. 1 zeigt den 16. Schnitt vom Beginn des Vorderendes des Entoderms. Der Darm ist unter dem Chordaentoblast geschlossen. (II 3.)

Fig. 2 (II 8) zeigt bei *x* den Spalt, aber noch ist die Darmwandung vollständig auch unter dem Chordaentoblast.

Fig. 3. (II 19.) Sehr deutlich die neben der Chordaanlage liegenden Zellen der Urwirbelanlage (*Urw*), auf beiden Seiten der Beginn der Mandibularhöhle.

Fig. 4. (III 9.) Die Darmwände stoßen gerade unter dem Chordaentoblast zusammen. Die Mandibularhöhlen zeigen ihren Hohlraum.

Fig. 5. (IV 4.) Die Chorda ist schon vom Mesoderm frei.

Fig. 6—8. Querschnitte durch einen Embryo von 2 mm Länge. (XXVI 286. Vergr. 160. Der Embryo ist weiter entwickelt, die Medullarplatten sind bereits flügelförmig aufgerichtet (*Medul*).

Fig. 6 zeigt die Prämandibularzellmasse, d. h. den Chordaentoblast *Ch.Ent* mit den Seitentheilen (*Urw*) über dem Darm, dessen Wandung (*D*) ganz geschlossen ist; dicht neben den Urwirbelabschnitten (*Urw*) der Prämandibularzellmasse befindet sich in loser Berührung mit ihr der vorderste Theil der Mandibularhöhle, aus welcher später die Wandungen hervorgehen, die den M. obliquus superior bilden. (XXVI 286, III 1.)

Fig. 7 (III 5) zeigt den Querschnitt durch den Theil der Prämandibularzellmasse, in dem gerade noch der Zusammenhang mit der Mandibularhöhle auf beiden Seiten besteht. Man erkennt besonders deutlich die Partie der Urwirbel auf beiden Seiten neben dem Chordaentoblast und sieht wie die Darmwand von beiden Seiten her unter dem letzteren sich vereinigt.

Fig. 8. (III. 12.) Die Mandibularhöhlen haben sich auf beiden Seiten von der Chorda losgetrennt, die Urwirbelpartie (*Urw*) scheint sich dabei zu theilen resp. auf der inneren Spitze der Mandibularhöhle sich zu erhalten.

Fig. 9 u. 10. Querschnitte durch einen Embryo von 2,1 mm Länge. (XXVI 314. Vergr. 160. Das Lumen des Entoderms hat sich bis zum 23. Schnitt zurückgezogen; die Medullarplatten sind vertical aufgerichtet, die Chordaplatte hat sich in die Medullarplatte eingedrängt.

Fig. 9 (II 4) entspricht der Fig. 1 des jüngeren Stadiums.

Fig. 10 (II 16) entspricht der Fig. 2 des jüngeren Stadiums.

Fig. 11—17. Querschnitte durch einen Embryo von 2,1 mm Länge. (XXVI 290. Vergr. 160.

Fig. 11 (III 3) zeigt die vordere Partie, an der zweifelhaft bleibt, ob die untere Zellschicht richtiges Entoderm bei rückgebildetem Entodermlumen oder aus einer vorwärts gerichteten Wucherung der Mesodermanlage hervorgegangen sei.

Fig. 12 (III 16) zeigt die typischen Bestandtheile der Prämandibularzellmasse: *Ch.Ent* die Chordaanlage, *Urw* die seitlichen Mesodermmassen, aus denen später die Prämandibularhöhlenwandungen und die Zwischenplatte hervorgehen. *D* das richtige Entoderm.

Fig. 13. (III 21.) Die vordersten Partien der Mandibularhöhle sind angeschnitten und hängen noch mit den Elementen der Prämandibularzellmasse zusammen.

Fig. 14 (IV 4 u. Fig. 15 (IV 7) zeigen gleichfalls noch den Zusammenhang der vordersten Partien der Mandibularhöhlen mit den hintersten Partien der Prämandibularzellmassen (Zwischenplatte), deren dorsale Spitze (*Ch.Ent*) als Chordaentoblast in die Medullarplatte eindringt. Bei Fig. 15 beginnt aber die Trennung der Mandibular- von der Prämandibularzellmasse und ist bei

Fig. 16 (IV 8) durchgeführt, wo man sehen kann, dass die Urwirbelmasse (*Urw*) den inneren Winkel der Mandibularhöhle bildet.

Fig. 17 (IV 16) zeigt die Chorda (*Ch*) frei von der Berührung mit Mesodermelementen und die Mandibularhöhlen mit den von der Chorda losgelösten Urwirbelabschnitten an ihren inneren, proximalen Winkeln, aus denen bei der späteren Umwandlung der vorderste Theil des M. rectus externus hervorgeht.

Fig. 18 u. 19. Querschnitte durch einen Embryo von 2,2 mm Länge. (XXVI 346, III 12 u. III 14.) Vergr. 160. Da bereits eine ganz geringe Hirnbeuge eingetreten ist, so sind diese Schnitte gegenüber der Längsachse etwas schräg gerichtet, so dass die Prämandibularzellmasse voluminöser erscheint, als sie ist.

Auf beiden Figuren sieht man den Zusammenhang der Prämandibularzellmasse mit den vordersten Theilen der Mandibularhöhlen.

Tafel 9.

Alle Abbildungen gehören zu *Acanthias vulgaris.*

Fig. 1—3. Querschnitte durch einen Embryo von 2,5 mm Länge. (XXVI 322.) Vergr. 160. Da die Kopfbeuge begonnen hat, so sind die Schnitte nicht strict transversal sondern etwas schräg ausgefallen; infolgedessen erscheint die Prämandibularmasse besonders auf Fig. 1 beträchtlich voluminös.

Fig. 1 (III 20.) Schnitt durch den Beginn der Mandibularhöhle und den Haupttheil der Prämandibularmasse, aus dem sowohl die Zwischenplatte als auch die eigentlichen Prämandibularhöhlen sich in den nächsten Stadien differenziren.

Fig. 2. (III 23.) Man erkennt noch den Zusammenhang der Prämandibularzellmasse mit den Wandungen der Mandibularhöhle, die Chorda ist aber im Begriff, sich von den benachbarten Mesodermtheilen loszumachen.

Fig. 3. (IV 2.) Die Mandibularhöhle ist von der Verbindung mit der Prämandibularzellmasse frei, man erkennt aber sehr deutlich die inneren, die Urwirbel repräsentirenden Bezirke (*Urw*). Die Querverbindung der Wandungen der Mandibularhöhlen erinnert an die Verhältnisse von *Torpedo.*

Fig. 4. Sagittalschnitt durch den Vordertheil eines Embryos von 1,8 mm Länge. (XXVI 298, III 5.) Zeigt die Prämandibularzellmasse auf einem mittleren Schnitt, wo sie mitten zwischen den vorderen Ausstülpungen der Mandibularhöhle liegt, wie dieselbe auf Fig. 5 abgebildet ist. Vergr. 160.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch den Vordertheil eines Embryos von 2,2 mm Länge. (XXVI 288, III 21.) Der Schnitt liegt etwas schräg gegen die Längs-

achse: er zeigt aber die Mandibularhöhle in derselben Querebene, in welcher der vorige Schnitt die hintere Partie der Prämandibularzellmasse zeigt. Vergr. 160.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch die Medianebene eines Embryos von 2 mm Länge. XXVI 325, V 1. Man erkennt, wie weit das Lumen des Vorderdarmes von der Spitze zurückgewichen, resp. diese Spitze weiter gewuchert ist. Die Chorda ist nur am hinteren Theil des Schnittes frei, vorn liegt sie noch in Zusammenhang mit der ganzen Prämandibularzellmasse und den Entodermzellen. Bei *Inf* ist eine Einsenkung des Medullarbodens; aus derselben wird das Infundibulum. Vergr. 160.

Fig. 7—10. Sagittalschnitte durch das Vorderende eines Embryos von 2,7 mm Länge. XXVI 269. Vergr. 125.

Bei diesem Embryo ist das Medullarrohr schon geschlossen und durch den gleichfalls schon geschlossenen Neuroporus *Neurop* die Topographie bestimmt, da der untere Rand des Neuroporus die vorderste Spitze der Medullarwülste vor dem Schluss des Medullarrohres bildet. Bis an diesen unteren Rand des Neuroporus dringt die Prämandibularzellmasse vor, was auch Fig. 8 erweist.

Fig. 7 (III 10) zeigt einen Schnitt in der Nähe der Medianlinie. Die Prämandibularzellmasse ist durch die seitliche Ausdehnung der Infundibulargegend getrennt, zeigt sich aber auf

Fig. 8 (IV 2) einheitlich, da dieser Schnitt gerade die Medianebene getroffen und caudalwärts die Chorda, frontalwärts die Mitte des Neuroporus durchschnitten hat. Der Anfang der Kopfbeuge ist gemacht, bei *Hyp* entsteht später die Hypophyse.

Fig. 9 (IV 10) zeigt auch noch den Zusammenhang der ganzen Prämandibularzellmasse, welche aber caudalwärts sich an die hinteren Theile der Mandibularhöhle anschließt, deren vordere Theile (Obliquus superior) auf

Fig. 10 (V 3) in derselben Querebene liegen, wie die hinteren Theile der Prämandibularzellmasse, d. h. diejenigen, aus welchen die Zwischenplatte entsteht.

Fig. 11. Sagittalschnitt eines 3,5 mm langen Embryos (XXVI 270, IV 16). Auf diesem Schnitt sieht man, wie die Infundibularpartie auch in der Medianebene die vordere (*Praem.1*) und die hintere (*Praem.2*) Partie der Prämandibularzellmasse getrennt hat, so dass jede derselben ihre eigene weitere Entwicklung getrennt durchläuft. Vergr. 125.

Fig. 12. Sagittalschnitt eines 3,5 mm langen Embryos (XXVI 328, III 13) zeigt dasselbe wie Fig. 11, nur noch in weiter fortgeschrittener Weise. Vergr. 125.

Tafel 10.

Alle Abbildungen beziehen sich auf Embryonen von *Acanthias vulgaris*.

Fig. 1—9. Sagittalschnitte durch den Kopf eines Embryos von 4,5 mm Länge (XXVI 246 u. 247). Vergr. 160.

Diese Schnitte zeigen die Platt'sche Kopfhöhle (*Pl*) Anterior head cavity), ihre anfängliche Lagerung zur Prämandibularhöhle (*Praem.II*), das Umgebensein von Mesectodermzellen (*Mesect*); ferner die eigentliche Prämandibularhöhle mit der Zwischenplatte (*Praem.Zw*) und der Chordaspitze. Vergr. 160.

Fig. 1 u. 2 (III 7 u. 9) zeigen die PLATT'sche Kopfhöhle in ihrer Längsausdehnung, überall umgeben von losen Mesectodermzellen. Die Prämandibularhöhle ist im Anschnitt zu sehen, dahinter die Wandung der Mandibularhöhle.

Fig. 3 (III 14) zeigt einen Schnitt durch die Prämandibularblase sowie die innere Wandung der PLATT'schen Kopfhöhle, umgeben von viel Mesectoderm, von dem sie kaum unterschieden werden kann.

Fig. 4 (IV 3) zeigt den Übergang der Prämandibularhöhle zur Zwischenplatte; bei *x* den Zusammenhang mit den vordersten Urwirbelbezirken der Mandibularhöhle, die bei *Md.H* ihre innere Wandung zeigt. *Mesench* ist Mesenchym aus den Sklerotomen der Mandibularhöhle hervorgegangen, während *Mesect* Mesectoderm darstellt.

Fig 5 (IV 6) zeigt die Zwischenplatte, deren oberer Theil aber ursprünglich als hinterer, caudalwärts liegender angesehen werden muss, welcher nur durch die Kopfbeuge in diese verticale Stellung zu der darunter liegenden vorderen Partie gebracht ward.

Fig. 6 (XXVI 247, I 2) gleich Fig. 5.

Fig. 7 (247, I 5) zeigt die Mitte der Zwischenplatte mit der Chordaspitze.

Fig. 8 (247, I 10) gleich Fig. 5 auf dem anderen Antimer.

Fig. 9 (247, III, 7) zeigt wie Fig. 1 einen Sagittalschnitt durch die PLATT-sche Kopfhöhle.

Fig. 10—22. Horizontalschnitte durch einen Embryo von 4,5 mm Länge (XXVI 244 u. 245). Vergr. 130.

Diese Schnitte stellen in Wirklichkeit Q u e r schnitte dar, da zufolge der Kopfbeuge die Achse des Vorderkopfes bei Horizontalschnitten quer getroffen wird.

Fig. 10 (244, I 6) zeigt die durch den Schnitt in ihrer vordersten Partie getroffene III. Kopfhöhle (*III.K.H*), von welcher auf der linken Seite die Urwirbel- und Sklerotompartie sich bis zur Chorda (*Ch*) hinzieht, über den Circulus cephalicus-Hälften (*Cr.ceph*). Darüber beginnen bei *Md.H* die Mandibularhöhlen, von denen aus Mesenchym (*Mesench*) zur späteren Schädelbildung ausgegangen ist. *Trig* Trigeminusanlage.

Fig. 11. (244, I 11.) Schnitt durch die Mandibularhöhlen, von denen Sklerotom- und Urwirbelabschnitte vom inneren Winkel zur Chorda sich erstrecken. Bei *Mesect* Mesectoderm und Trigeminusbildung.

Fig. 12—15 (244, II 1, II 12, III 2, III 9) zeigen dasselbe, d. h. den ursprünglichen, aber jetzt gelösten Zusammenhang der Urwirbel bildenden Zellen mit der Chorda auf der ganzen Ausdehnung der Mandibularhöhle: dieselben finden sich an derjenigen Stelle der Mandibularhöhlenwandung, aus welcher die Fasern des vorderen Theiles des M. rectus externus hervorgehen.

Fig. 16. (244, III 13.) Auf diesem Schnitt wird bei *Praem.H* die Prämandibularzellmasse angeschnitten, dicht daneben liegt die Spitze der Chorda.

Fig. 17 u. 18 (244, IV 1 u. 3) zeigen beide die mittlere Partie (Zwischenplatte) der Prämandibularzellmasse.

Fig. 19 u. 20 (245, I 1 u. 5) zeigen die Prämandibularzellmasse in voller Ausdehnung mit den seitlichen Höhlen; darüber noch die letzten Wandungsreste der Mandibularhöhlen (*Md.H*), darüber und daneben Mesectoderm.

Fig. 21 (245, I 9) zeigt die vorderste Partie der eigentlichen Prämandibular-

höhle und darüber den Anschnitt der PLATT'schen Kopfhöhle (*Pl*) umgeben von Mesectodermzellen.

Fig. 22 (245, II 5) zeigt einen Durchschnitt durch die mittlere Partie der PLATT'schen Kopfhöhle, umgeben von Mesectoderm. Von der eigentlichen Prämandibularhöhle zeigt dieser Schnitt nichts mehr.

Fig. 23. Sagittalschnitt durch Prämandibularhöhle und PLATT'sche Kopfhöhle eines Embryos von 5,5 mm Länge. XXVI 131, III 8. Vergr. 160.

Tafel 11.

Alle Abbildungen gehören zu *Acanthias vulgaris*.

Fig. 1—9. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 2 mm Länge. XXVI 284. Vergr. 95.

Diese Abbildungen eines Embryos, dessen Medullarplatten eben erst anfangen, sich zur Rohrbildung aufzurichten, sollen die Einheit des Mesoderms darstellen, von den Occipitalsomiten angefangen bis nach vorn zur äußersten Spitze der Prämandibularzellmassen in Fig. 8 u. 9. Auch zeigen sie deutlich die Zusammengehörigkeit der vorderen seitlichen Partien der Mandibularhöhle (Fig. 1—4) mit den in derselben Querebene liegenden centralen Abschnitten der Prämandibularzellmasse (Fig. 8 u. 9). *Inf* Infundibulumgegend. *Med.F* Aufrichtungsfalte der medullaren Kopfplatten und des Ectoderms. *Praem.II* Prämandibularzellmasse. *Ch* Chorda. *Md.H* Mandibularhöhle. *III.K.H* Abschnitt der III. Kopfhöhle. *D* Darm, dessen Fortsetzung in die Prämandibularzellmasse nicht farbig angedeutet ist, weil es unsicher bleibt, welche Zellen daselbst als reine Entodermzellen aufzufassen bleiben.

Fig. 1 (III 11) zeigt in den Seitenplatten der Mandibularhöhle verbindende Querbrücken, wie bei *Torpedo*. Dasselbe auch bei

Fig. 2 u. 3 (III 13 u. 15).

Fig. 4 u. 5 (IV 1 u. 4) zeigen den Übergang der Seitenplatten zu den Urwirbelbezirken der Mandibularhöhle und den Anfang der III. Kopfhöhle bis zu den vordersten Occipitalwirbeln.

Fig. 6 u. 7 (IV 8 u. 10) zeigen den Beginn der Prämandibularzellmasse und den Urwirbelbezirk der Mandibular-, III. Kopfhöhle und aller vorderen Somite bis zu den vordersten Occipitalsomiten. Alles ist zu einer gemeinsamen Bildung verschmolzen.

Fig. 8 (IV 12) gleich Fig. 6 u. 7.

Fig. 9 (V 2) zeigt die mediane Sagittalebene mit der Prämandibularzellmasse (*Praem.II*) und der aus ihr caudalwärts hervorgehenden Chorda (*Ch*). Bei *Inf* die Einsenkung des späteren Infundibulums.

Fig. 10 u. 11. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 2 mm Länge (XXVI 299, IV 4 u. 6) zur Darstellung der zwischen Mandibular- und Occipitalsomiten befindlichen Mesodermpartien, aus welcher die Unmöglichkeit hervorgeht, innerhalb derselben eine so oder so bestimmte Zahl von Somiten mit Sicherheit erkennen zu wollen, wie es HOFFMANN (Morph. Jahrb. XXIV pag. 249 Taf. III Fig. 19) versucht und abbildet, oder aber die ganze Strecke als ungegliedert anzusehen. Vergr. 95.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 2,75 mm Länge. XXVI 269, IV 15. Vergr. 95.

Dieser Schnitt zeigt, wie eng die Elemente der III. Kofhöhle mit den dahinter folgenden Mesodermpartien zusammenhängen, eine Begrenzung der III. Kopfhöhle nach hinten erscheint unmöglich.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 2,5 mm. XXVI 283, II 2 + 4. Vergr. 95.

Ähnlich wie Fig. 12 zeigt auch diese Figur die Verschmelzung der Elemente der III. Kopfhöhle mit den dahinter liegenden prootischen Mesodermabschnitten.

Fig. 14—18. Horizontalschnitte durch den Kopfabschnitt eines Embryos von 2 mm Länge (XXVI 324, IV 14, 15, 17, 18, 20). Vergr. 95.

Zeigt die Occipitalsomite mit den sich daran schließenden vorderen Mesodermpartien bis incl. die Mandibularhöhle. Auch hier dürfte es nicht gelingen, bestimmte somitische Gliederungen anzugeben, wie es Hoffmann beschreibt und abbildet — worauf sich u. A. Koltzoff bezieht als auf eine Widerlegung meiner Auffassung der Vorderkopfsomite als polymerischer Gebilde. Bilder, wie Hoffmann sie a. a. O. bringt, giebt es nicht: die auf der vorliegenden Tafel gebotenen entsprechen der Wirklichkeit und sind von allem hineingetragenen Schematismus völlig frei.

Tafel 12.

Fig. 1—12 gehören zu Embryonen von *Scyllium canicula*.

Fig. 1—6. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 4 mm Länge. XXVIII 479. Vergr. 130.

Fig. 1 (479, II 2—4). Der Schnitt geht durch die Prämandibular-, die Mandibular- und die sog. III. Kopfhöhle. Von der Mandibularhöhle hat sich eine beträchtliche Mesenchymwucherung (*Mesench*) in die Sattelbeugung abgesondert. Der Mandibularschlauch (*Md.Schl*) wird vorn und hinten von Mesectodermzellen (*Mesect*) begleitet, ebenso der Hyoidschlauch (*Hy.Schl*).

Fig. 2 (479, II 6) zeigt den Zusammenhang der III. Kopfhöhle mit den davon untrennbaren Elementen der IV. Somite, ebenso die

Fig. 3—6 (479, II 7, 8, 9, 10), bei denen zu bemerken, dass die Stellung der Schnitte auf der Tafel aus Versehen verschoben ist, so dass Fig. 6 vor Fig. 4 u. 5 steht. Diese Abbildungen sollen wieder die Unmöglichkeit darthun, feste und bestimmte Urwirbelgliederung im Vorderkopf auch der Squaliden nachzuweisen: die Mesodermmasse ist so zusammengedrängt, dass man eben nur den Eindruck gewinnt, es hätten einstmals Urwirbel bestanden, die aber jetzt in ihren Grenzen verwischt und verschmolzen seien. Jedenfalls erkennt man die Spuren einer Vielheit der Somite.

Fig. 7 u. 8. Sagittalschnitte eines Embryos von *Scyllium canicula* von 5,5 mm Länge. (XXXVII 483, IV 4 u. 8.) Vergr. 130.

Fig. 7 zeigt oberhalb der eigentlichen Prämandibularblase zwei kleinere Blasen (*Pl*), welche offenbar Reste der Platt'schen Kopfhöhle vorstellen, die auch auf vielen anderen Exemplaren der *Scyllium*-Embryonen zu erkennen sind.

Fig. 8 zeigt die Erweiterung der Mandibularblase in den Mandibularschlauch hinein.

Fig. 9. Sagittalschnitt eines Embryos von *Scyll. canicula* von 6 mm Länge (XXXVII 482, II 5), zeigt, wie die sog. III. Kopfhöhle caudalwärts mit dem Hyoidschlauch, frontalwärts — ebenso wie auf Fig. 8 — mit dem Mandibularschlauch zusammenhängt. Bei *Pl* finden sich wieder die Reste der Platt'schen Kopfhöhle. Auf der Abbildung sind das Gangl. Gasseri (*G.G*) und das G. facialis (*G.fac*) nur in den Umrissen punktirt. Vergr. 130.

Fig. 10. Sagittalschnitt eines Embryos von *Scyllium canicula* von 5 mm Länge (XXXVII 480, II 5 + 6 + 9). Vergr. 130. Zeigt sowohl die Composition der III. Kopfhöhle, als auch die über der Prämandibularhöhle liegenden mit ihr in zelligem Contaet stehenden Reste der Platt-schen Kopfhöhle.

Fig. 11 u. 12. Sagittalschnitte durch einen Embryo von *Scyll. canicula* von 3,5 mm Länge. XXXVII 484, II 8 u. II 20 + III 3. Vergr. 130.

Fig. 11 zeigt die ursprüngliche Composition der Mesodermpartie, welche die Occipitalsomite mit der III. Kopfhöhle verbindet: sie deutet die Zusammensetzung aus einer unbestimmbaren Zahl von Urwirbelanlagen an.

Fig. 12 zeigt die Mandibularhöhle und den Anschnitt der Platt'schen Kopfhöhle: die Prämandibularhöhle liegt unterhalb derselben, ist aber nicht mehr auf diesem Schnitt zu sehen.

Fig. 13 u. 14. Sagittalschnitte durch Embryonen von *Scyllium catulus*.

Fig. 13. Embryo von 8 mm Länge (XXXVI 83, II 8—10). Vergr. 130. Zeigt III. Kopfhöhle und Mandibularhöhle in etwas schräg gefallenem Sagittalschnitt; vor der Mandibularhöhle der Anschnitt sowohl der Prämandibularhöhle wie der Platt'schen Kopfhöhle.

Fig. 14 zeigt einen Sagittalschnitt durch einen Embryo von 4 mm Länge (XXVI 73, I 17). Mandibular- und III. Kopfhöhle sind zu einem gemeinsamen Hohlraum verschmolzen. Vergr. 130.

Fig. 15. Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Heptanchus cinereus* von 7,5 mm Länge (XXV 42, III 1—4), zeigt die III. Kopf-, die Mandibular-, Prämandibular- und die Platt'sche Kopfhöhle. Vergr. 130.

Fig. 16—18. Sagittalschnitte durch Embryonen von *Acanthias vulgaris*.

Fig. 16*a* u. *b*. Schnitte durch einen Embryo von 6,3 mm Länge. (XXVI 249, III 1 u. 7.) Vergr. 95. Schnitte durch die vorderen Kopfhöhlen: *a* näher der Mittellinie, *b* lateralwärts, so dass die ganze Platt'sche Höhle getroffen wird.

Fig. 17. Schnitt durch einen Embryo von 4,5 mm Länge. (XXVI 246, III 13 + 14.) Schnitt näher der Mitte, trifft die Prämandibularhöhle (*Praem.H*), die innere Wandung der Mandibularhöhle (*Md.H*) und die III. Kopfhöhle mit den sich daran schließenden Mesodermpartien. Vergr. 95.

Fig. 18. (246, III 9.) Schnitt durch denselben Embryo weiter lateral; die Prämandibularhöhle ist gerade noch getroffen, die Platt'sche Höhle aber in ganzer Länge an ihrer inneren Wandung. Vergr. 95.

Tafel 13.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Pristiurus* von 9 mm Länge (XXXIV 898, II 8). Dieser Schnitt zeigt die drei vorderen Kopfhöhlen: Prämandibular- (*Praem.H*), Mandibular- (*Md.H*), III. Kopfhöhle der Autoren (*III.K.H*), und bei *Md.Schl* die cellulare Verbindung des Man-

dibularschlauches (Adductor mandibulae) mit der Prämandibularhöhle, welche Verbindung auch auf dem anderen Antimer desselben Embryos sich wiederholt. Vergr. 130.

Fig. 2—4. Sagittalschnitte durch die Prämandibularhöhle eines *Pristiurus*-Embryo von 6 mm Länge. (XV 717.) Vergr. 190.

Fig. 2. (XV 717, II 2.) Der Schnitt liegt nicht weit von der Medianebene, ist etwas schräg gefallen, so dass er zwar die Chordaspitze *Ch* zeigt, welche in die Zwischenplatte der Prämandibularhöhle einmündet, bei *Mesect* vorn aber etwas mehr seitlich die Mesectodermzellen getroffen hat, welche die PLATT'sche Kopfhöhle umgeben.

Fig. 3. (717, II 8.) Dieser Schnitt liegt weiter von der Medianebene ab und zeigt vorn bei *Pl* das vorderste Ende der PLATT'schen Kopfhöhle, bei *x* eine Höhle, welche von Mesectodermzellen herrührt.

Fig. 4. (717, II 13.) Lateral gelegener Schnitt, der die in Auflösung begriffenen, die PLATT'sche Kopfhöhle (*Pl*) repräsentirenden vorderen Zellen der Prämandibularhöhle (*Praem.H*) darstellt.

Fig. 5—7. Sagittalschnitte durch die Prämandibularhöhle und die PLATT'sche Kopfhöhle eines *Acanthias*-Embryos von 11 mm Länge. (XXVI 261.) Vergr. 130.

Fig. 5. (261, III 5.) Der Schnitt geht durch den seitlichen Theil der Prämandibularhöhle und durch die PATT'sche Kopfhöhle (*Pl*). Von letzterer ist der obere Theil in der Mitte durchschnitten, der untere an der äußeren Wandung getroffen. Die Prämandibularhöhle ist nur vor und hinter der PLATT'schen Höhle angeschnitten.

Fig. 6. (261, III 1.) Der Schnitt liegt näher der Mitte der Prämandibularhöhle; die PLATT'sche Kopfhöhle ist nur an ihrem oberen Ende und an ihrer untersten Spitze (Pl_1) getroffen. Vergr. 130.

Fig. 7. Situationsbild der beiden vorhergehenden Schnitte. (261, III 1.) Vergr. 20.

Fig. 8—11. Sagittalschnitte durch Embryonen von *Torpedo ocellata*.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch die Prämandibularhöhle eines Embryos von *Torpedo ocellata* von 10 mm Länge. (XXXVIII 60, III 1.) (*α*) die vordere Abtheilung, aus welcher die Musculi rectus superior, inferior und internus hervorgehen, (*β*) die mittlere Abtheilung, welche zur Zwischenplatte führt, (*γ*) die untere Abtheilung, aus welcher der M. obliquus inferior entsteht. Bei *Md.H* trifft der Schnitt die Mandibularhöhle an der Zone, aus welcher der R. externus hervorgeht. Vergr. 160.

Fig. 9. Dessgleichen von einem Embryo von von 12 mm Länge. (XXXIX 639, III 4.) Bei *x* Verdickung der zum M. obliquus inferior werdenden Ausstülpung. Vergr. 160.

Fig. 10. Dessgleichen von einem Embryo von 11 mm Länge. (XL 720, IV 6.) Der Schnitt trifft mehr die Außenseite, so dass die Abtheilung *γ* wie eine gewölbte Schale erscheint. Vergr. 160.

Fig. 11. Dessgleichen von einem Embryo von 9 mm. (XL 710, II 2.) Die Abtheilung *β* zeigt sich viel ausgebildeter. Vergr. 160.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch die Medianebene eines *Acanthias*-Embryos von 6,3 mm Länge. (XXVI 250, I 1.) Vergr. 160.

Die Kopfbeuge mit der Chordaspitze (*Ch*), welche in die Zwischenplatte *Praem.Zw* dringt. Die Mundöffnung ist noch nicht durchgebrochen, Entoderm und Ectoderm stoßen auf einander.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch die Medianebene eines *Pristiurus*-Embryos von 4,5 mm Länge. (XV 535, II 3 u. 4.) Vergr. 210. Unregelmäßige Bildung der Chordaspitze.

Fig. 14. Dessgleichen von einem *Pristiurus*-Embryo von 7 mm Länge. (XV 716, II 6.) Vergr. 210.

Fig. 15. Dessgleichen von einem *Pristiurus*-Embryo von 5,5 mm Länge. (XXXIV 762, I 1 u. 2.) Vergr. 210.

Fig. 16. Dessgleichen von einem *Pristiurus*-Embryo von 4,5 mm Länge. (XXXIV grau 12, II 20.) Vergr. 210.

Fig. 17. Dessgleichen von einem *Pristiurus*-Embryo von 4 mm Länge. (XXXIV grau 1, IV 3 u. 4.) Vergr. 210.

Tafel 14.

Fig. 1—3. Horizontalschnitte durch einen 16 mm langen Embryo von *Heptanchus cinereus* (XV 54), um den Antheil der Mandibularhöhle an der Bildung des M. rectus externus zu demonstriren.

Fig. 1. (I 4.) Schnitt durch den oberen dorsalen Theil der Mandibularhöhle. Vergr. 130.

Fig. 2. Schnitt durch den mittleren Theil der Mandibularblase. Vergr. 130.

Fig. 3. Combinirtes Situationsbild der beiden Schnitte. Vergr. 20.

Obl.sup Obliquus superior, *R.ext.III.Kopfh* Rectus externus, wie ihn die III. Kopfhöhle herstellt auf Fig. 1, *R.ext* auf Fig. 2 aus Zellen der inneren Lamelle der Mandibularhöhle herstammend, *Trig* Zellen der Verbindungscommissur zwischen Ganglion Gasseri und G. ciliare *G.cil*, *Md.H* Mandibularblase, bei *Heptanchus* von besonderer Ausdehnung.

Fig. 4—9. Schnitte durch Embryonen von *Scyllium canicula*, um die aus der Mandibularhöhle herstammende vordere Portion des M. rectus externus zu demonstriren.

Fig. 4. Querschnitt durch den Kopf eines Embryos von 16 mm Länge. (XXXV 37, II 5.) *Oc* Wand der Augenblase, *Scl* Anlage der Sklera, *R.ext* die beiden Theile des Rectus externus, deren vorderer, der Sklera näher gelegener aus der Mandibularhöhle stammt, während der hintere den vordersten Theil des aus der III. Kopfhöhle stammenden bildet, *G.g* Ganglion Gasseri. *G.cil* Schnitt durch die Wurzel des G. ciliare. Vergr. 130.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch den Vordertheil eines Embryos von 16 mm Länge. (XXXV 17, III 1.) *V.H* Vorderhirn, *N* Nasengrube, *Oc* Auge, *Md.H* Mandibularhöhle, deren Lumen auf ein Minimum reducirt ist, die dem Auge zugewendete Wandung producirt die Muskelfasern des R. externus, *Md.Schl.Add.m* der Mandibularschlauch bereits in Umwandlung zum Adductor mandibulae, *G.g* Ganglion Gasseri, *G.fac* Ganglion facialis mit den Theilstücken des N. ophthalmicus superficialis und buccalis. Vergr. 45.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch den Vorderkopf eines Embryos von 13 mm Länge. (XXXVII 469, II 14.) Der Schnitt geht der Länge nach durch die schon sehr verengerte Mandibularhöhle (*Md.H*), welche aber noch im Zusammenhang mit der oberen Spitze *Obl.sup* steht, aus welcher der Obliquus superior hervorgeht. Der inneren, hier vorderen Wandung

der Mandibularhöhle ist die Verdickung *R.ext* angehörig, welche den vorderen Theil des Rectus externus bildet. Vergr. 130.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch den Vorderkopf eines Embryos von 15 mm Länge. (XXXVII 497, III 14.) Vergr. 47. Der Schnitt geht wiederum durch die noch mehr verengerte Mandibularhöhle, welche aber noch durch eine dünne Brücke sowohl mit dem Obliquus superior wie mit dem Adductor mandibulae in Zusammenhang steht. Die Verdickung der inneren vorderen Wand zum Bauch des Rectus externus hat sehr beträchtlich zugenommen, aber die dünne äußere hintere Wand besteht noch, was sich deutlicher erkennen lässt an

Fig. 8, die diesen Theil stark (480 mal) vergrößert zeigt. Bei *R.ext* sieht man den Rectus externus, *Md.H* zeigt den Rest der Höhle, *y* deren äußere, hier hintere einfach cellulare Wandung, *x* die Fortsetzung der Mandibularhöhle als dünnen doppelschichtigen Strang zum Obliquus superior, der auf dieser Vergrößerung nicht mit abgebildet ist. Vergr. 480.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch den Vordertheil eines 17 mm langen Embryos (XXXVII 510, III 9 u. 10), welcher bei *R.ext* den durchschnittenen Rectus externus zeigt, wie er nach oben mit dem Obliquus superior, nach unten mit dem Adductor mandibulae noch im Zusammenhange steht, mithin nicht der III. Kopfhöhle angehören kann. Vergr. 47.

Fig. 10—19 gehören zu Embryonen von *Torpedo ocellata*.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch den Vorderkopf eines 3 mm langen Embryos. (XXXVIII 81, II 4.) Das Medullarrohr hat sich bis auf die vorderste Partie geschlossen. *Neurop* Neuroporus. Bei *Sa* beginnt die Hirnbeuge. Die Prämandibularzellmasse (*Praem.H*) hat sich bereits etwas von der ursprünglich eingenommenen, bis an die Grenze, wo Medullarplatte und Ectoderm sich berühren, reichenden Ausdehnung zurückgezogen. Eine Grenze zwischen Prämandibularzellmasse und eigentlichem Darm (*D*) ist nicht zu erkennen. Vergr. 160.

Fig. 11, Sagittalschnitt durch einen Embryo von 3,7 mm Länge (XXXIX 621, II 17), zeigt, wie die Prämandibularzellmasse in die Länge ausgedehnt und durch das Vordrängen der Infundibulargegend abgeplattet, ja in ein hinteres (*Praem.II*) und vorderes (*Praem*$_1$) Stück geschieden wird. Vergr. 160.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 3,7 mm Länge (XXXIX 620, II 14), zeigt, wie die vordere Partie der Prämandibularzellmasse bis auf eine kleine, fast ganz in das Ectoderm eingequetschte Gruppe (*Praem*$_1$) verschwunden ist. Vergr. 160.

Fig. 13, Sagittalschnitt durch einen Embryo von 4 mm Länge (XXXVIII 76, II 5) zeigt eine vollkommene Trennung des vorderen (*Praem, Chiar*) von dem hinteren Theil der Prämandibularzellmasse; dieses vordere Stück bildet die von Chiarugi zuerst beschriebene Blase. Vergr. 160.

Fig. 14, Sagittalschnitt durch einen 4,3 mm langen Embryo (XXXIX 614, III 15), zeigt dieselbe Bildung (Chiarugi'sche Blase). Vergr. 160.

Fig. 15 zeigt die vordere Prämandibularzellmasse der vorigen Figur 440 mal vergrößert zwischen den Wandungszellen des Medullarrohres und des Ectoderms.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch einen 5 mm langen Embryo (XXXVIII 72, II 11), welcher die vordere Prämandibularzellmasse durch Wachsthum von der hinteren noch weiter entfernt zeigt. Vergr. 160.

Fig. 17—19. Querschnitte, um die Bildung des Chordaentoblasts, der Urwirbelanlage und des gesammten axialen Mesoderms in den jüngsten Stadien zu zeigen. XI 929, IV 9. 14, V 6. Vergr. 160.

Ch.Ent Chordaentoblast, *D* seitliches Darmentoderm, *Mes* Mesodermmasse, *x* Canal zwischen Darmentoblast, Mesoderm und Chordaentoblast, *Urw* Zellen, aus denen die Urwirbel sich herstellen. Vergr. 160.

Tafel 15.

Fig. 1—5 beziehen sich auf Embryonen von *Raja asterias*.

Fig. 1. Sagittalschnitt eines 7 mm langen Embryos. XXIV 353, III 9. Die Mandibularhöhle *Md.H* zeigt hier wie bei *Raja batis* und *Raja radiata* einen völligen Mangel jeder Blase: die Zellen sind aufgelöst und kaum von dem Mesenchym zu unterscheiden, das die Hohlräume unter dem Medullarrohr ausfüllt. Nur die Wandungen des Mandibularschlauches (*Md.Schl*), welche den Adductor herzustellen haben, lassen eine geschlossene Ordnung erkennen. Die III. Kopfhöhle *III.K.H* zeigt gleichfalls keinerlei Blasenbildung, sondern nur näheres Zusammenstehen der sie ursprünglich bildenden Zellen, welche bereits einige Andeutungen von Faserbildung erkennen lassen. Die Prämandibularhöhle (*PraemH.*), ist auf ihrer äußeren Circumferenz getroffen. Vergr. 190.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 20 mm oder mehr (die genaue Größe war nicht zu bestimmen, da der Schwanz abgebrochen; XXIV 525, V 1 u. 2). Der Schnitt zeigt die große Blase der Prämandibularhöhle (*Praem.H*), mit welcher der Obliquus inferior (*Obl.inf*) noch in Zusammenhang steht. Bei *R.ext.Md.H* ist das Stück des Rectus externus durchschnitten, welcher aus den Zellen der Mandibularhöhle hervorgeht, das ventralwärts noch in bereits in Auflösung begriffenem (*Md.H₂*) Zusammenhang mit dem aus dem Mandibularschlauch hervorgehenden Adductor mandibulae (*Add.m*) steht, während dorsalwärts der Obliquus superior (*Obl.sup*) bereits von dem Haupttheil der Mandibularzellmasse sich losgelöst hat. *G.g* Ganglion Gasseri, *G.cil* Gangl. ciliare mit der es mit dem G. Gasseri verbindenden Commissur. Vergr. 190.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch die andere Seite desselben Embryos (XXV 526, IV 5—7), auf welcher der Zusammenhang des Rectus externus-Stückes der Mandibularhöhle mit dem Adductor mandibulae noch besser erhalten ist. Vergr. 190.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 11 mm Länge. XXV 370, III 2. Man erkennt in dem lockeren Zusammenhange der Mandibularhöhlenzellen den Zusammenhang mit der III. Kopfhöhle, dem Adductor mandibulae und dem Obliquus superior. Vergr. 190.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch denselben Embryo etwas mehr seitlich (XXV 370, II 14), um den Zusammenhang der Zellen des Mandibularschlauches (*Add.m*) im Gegensatze zu denen der eigentlichen Mandibularhöhle auf Fig. 1 u. 4 dieser Tafel zu zeigen. Vergr. 190.

Fig. 6—20 beziehen sich auf Embryonen von *Scymnus lichia* von 12,5 mm Länge und sollen die äußere Gestalt und Lagerung der Mandibular-, Prämandibular- und PLATT'schen Kopfhöhle illustriren. Vergr. 47.

Fig. 6—14. Horizontalschnitte, welche aber zufolge der Kopfbeuge den Vorderkopf als Querschnitte treffen. XXI 11. Vergr. 47.

Fig. 6. II 9.) Der Schnitt trifft die Mitte der Mandibularhöhle *Md.H*, außen von ihr verlaufen der Ramus maxillaris *R.max* und der Ramus mandibularis trigemini *R.mand*. *Oculom* Nervus oculomotorius, *Add.m* Adductor mandibulae, *G.cil* Ganglion ciliare, *Praem.H* Prämandibularhöhle, in der hinteren Wandung der Zwischenplatte angeschnitten, *Ch* letzte Spur der Chordaspitze.

Fig. 7. II 11.) Buchstabenbezeichnung dieselbe. Bei *Inf* tritt die Kuppe des Infundibulum oberhalb der Mundspalte in die Erscheinung.

Fig. 8. II 15. Bei *Praem.H* zeigt sich die Prämandibularhöhle als Blase auf jeder Seite. die Zwischenplatte ist nicht mehr zu sehen.

Fig. 9. II 17. Bei *Pl* wird auf der rechten Seite die PLATT'sche Kopfhöhle angeschnitten.

Fig. 10. III 3. Die PLATT'sche Kopfhöhle *Pl* zeigt sich auf beiden Seiten. Bei *Md* ist der Eingang der Mundspalte gegeben, die Umgrenzung des dreieckigen Hohlraums mit den ausgezogenen Winkeln ist aber überall ectodermatisch.

Fig. 11. III 9. Die PLATT'sche Kopfhöhle zeigt kleinere Abspaltungen auf beiden Seiten. Bei *Oc* ist das Auge getroffen.

Fig. 12 III 11) wie oben.

Fig. 13 III 12) dessgleichen.

Fig. 14 III 14) dessgleichen.

Fig. 15—19. Querschnitte durch einen Embryo von gleichfalls 12,5 mm Länge, welche wiederum der Kopfbeuge halber als Horizontalschnitte durch den Vorderkopf erscheinen. XXXI 14.) Vergr. 47.

Fig. 15. (IV 13.) Der Schnitt geht durch die beiderseitigen Mandibularhöhlen *Md.H*), durch die Kuppe der Zwischenplatte *Praem.Zw*, und durch die Kuppe der PLATT'schen Kopfhöhle. *Oc* Augenblase, *L* Linse.

Fig. 16 IV 19) wie oben. der Schnitt trifft die Zwischenplatte und die beiderseitigen Prämandibularhöhlen.

Fig. 17 V 3) wie oben.

Fig. 18 V 7) wie oben.

Fig. 19 V 9) wie oben. Bei *D* die Kuppe des Darmes, bei *Hyp* das Ectoderm der Kopfbeuge, wo später die Hypophyse entsteht.

Fig. 20. Sagittalschnitt durch einen dritten Embryo von 12,5 mm Länge. XXXI 19, II 17.) Vergr. 47. Die Mandibularhöhle ist ausgezackt, weil ihre Ausdehnung durch die umliegenden Theile, Haut und Ganglion Gasseri, gehindert wird. Der Schnitt trifft die Prämandibularhöhle an der Seite.

Tafel 16.

Alle Figuren beziehen sich auf Embryonen von *Torpedo ocellata*, zur Illustration der Lagerungsbeziehungen der Prämandibularhöhlen.

Fig. 1 u. 2. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 3,2 mm Länge. XXXIII 255, III 15 u. 9.) Vergr. 45. Fig. 1 zeigt einen seitlichen, Fig. 2 den medianen Längsschnitt.

Fig. 3—5. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 5 mm Länge. (XXXVIII 32, II 3, 6, 12.) Die Schnitte folgen sich von der Seite zur Mitte. Vergr. 45.

Fig. 6—8. Sagittalschnitte durch einen Embryo von 6 mm Länge. (XXXVIII 22, III 2, 4, 8.) Die Schnitte treffen hauptsächlich die Zwischenplatte der Prämandibularhöhle und zeigen ihre Beziehungen zu den Blutgefäßen, dem Entoderm, der Hirn- und Kopfbeuge. Vergr. 45.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 8 mm Länge. (XXXVIII 380 III 12.) Der Schnitt zeigt das Aufsitzen eines seitlichen Theils der Zwischenplatte auf dem Ectoderm der Kopfbeuge (vgl. auf derselben Tafel Fig. 17 u. 22). Vergr. 45.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch einen Embryo von 13 mm Länge. (XXXVIII 168, II 13 u. 14.) Der Schnitt trifft die Stelle des seitlichen Zusammenhangs der Zwischenplatte mit dem Ectoderm der Kopfbeuge, wo bereits der Anfang zur Differenzirung der Hypophyse gemacht ist. Vergr. 45.

Fig. 11 u. 12. Horizontalschnitte durch einen Embryo von 4 mm Länge (XXXVIII 147, II 18, 24), welche aber zufolge der Kopfbeuge für den Vorderkopf als Querschnitte erscheinen. Vergr. 45.

Fig. 13. Horizontalschnitt durch einen Embryo von 5 mm Länge. (XXXVIII 99, IV 14 u. 15.) Der Schnitt geht mitten durch die Zwischenplatte mit ihren verschiedenen Höhlen; daneben liegen die Mandibularhöhlen und deren ventraler Schlauch. Vergr. 45.

Fig. 14—16. Querschnitte durch einen Embryo von 6 mm Länge. (XXXIX 555, III 11, 15, 21.) Die Prämandibularhöhle mit der Zwischenplatte ist im ersten Schnitt (Fig. 14) getroffen, an die Zwischenplatte schließt sich die entodermale Partie (*D*) an, welche zwischen ihr und dem eigentlichen Darm die Verbindung festhält und auf Fig. 15 in letzteren übergeht. *Hyp* das Ectoderm der Kopfbeuge, aus dem die Hypophyse hervorgehen soll; *Sin.ceph* der große Sinus cephalicus. Vergr. 45.

Fig. 17. Horizontalschnitt eines Embryos von 9 mm Länge (XXXVIII 118, I 12 u. 13), zeigt die weit offene Zwischenplatte nebst ihrer beiderseitigen Verbindung mit dem Ectoderm der Kopfbeuge, aus welchem die Hypophyse entsteht. Vergr. 45.

Fig. 18—22. Querschnitte eines Embryos von 12 mm (XXXVIII 268, VII 4, 9, 10, 11, 14 u. 15), stellt wiederum die Zwischenplatte dar, welche auf einer Seite durch einen mit deutlichem Hohlraum versehenen Schlauch mit dem Ectoderm der Kopfbeuge in Verbindung steht; der Schlauch ist durch den Buchstaben *Z* bezeichnet. Vergr. 45.

Inhaltsangabe.

nen (2). Spuren einer Metamerisation bis an die vorderste Spitze des Kopfes, unvollkommene Theilung (3—4). Verschmelzung, RABL's Argumente unzureichend (4). Topographische Verhältnisse jüngster Embryonen (4). Componenten der Kopfbeuge, Rohrbildung der Medullarwülste und Kopfplatten (4). Beugung der Bodenplatte derselben (5). Berührung, event. Verschmelzung des vordersten Entoderms mit dem ventralen Ectoderm (7). Raumbeschränkung im Vorderkopf (7). Vermuthung über frühere Zustände des Vorderkopfmesoderms (8). Gründe für das Zusammendrängen desselben (8). Reste von Urwirbelstructur (9). Krümmung der Mandibularhöhlen (10). Verkürzung der Seitenplattenabschnitte (10). Ventraler Antheil derselben, Differenzirung des M. obliquus superior (11). Verschmelzung der Seitenplatten beider Antimeren auf der ventralen Seite (11). Beginn der Kiemensackausstülpung im Entoderm und seine Folgen für die Topographie des Mesoderms (12). Zusammendrängung der Seitenplatten (13). Eintritt der eigentlichen Kopfbeuge (13). Knickung des ventralen Ectoderms (13). Kopfbeuge schreitet vor, spitzwinklige Knickung des Ectoderms, Umbiegen der Chordaspitze (14). Entgegengesetzte ventro-dorsale Beugung der ventralen Theile durch die Kopfbeuge (15). Nichtexistenz einer Mundbucht, Scheitelpunkt der Kopfbeuge, Hypophyse (16). Vorderrand des Mandibularbogens ursprünglich ventral, desshalb nicht den hinteren Visceralbögen gleichwerthig (16). Andeutung der Halbcanäle des Mandibularbogens (17). Hintere prootische Mesodermabschnitte (19). Keine eigentliche Grenze zwischen pro- und metaotischen Segmenten (19). Traditionelle Annahme von zwei Somiten zwischen Ohrblase und sog. III. Kopfhöhle (20). Größere Zahl bei *Torpedo*, wahrscheinlich sechs zwischen Ohrblase und Mandibularhöhle (21). Seitenplatten derselben theils zum Mandibularbogen, theils zum Hyoidbogen gehörig (21). Ursprung der Prämandibularzellmasse (22). Ihre Lageveränderung beim Eintreten der Kopfbeuge (23). Zusammenlaufen dorsaler und ventraler Theile in derselben (23). Vermuthung über ihre frühere Configuration (24). Unpaarwerden ursprünglich paariger Gefäße, Sinus cephalicus, Anlage und ursprüngliche Vertheilung der Kopfgefäße (25). Weitere Differenzirung der Myotom- und Seitenplattenmuskulatur (26). Allmähliche Auflösung der Halbcanäle zur Bildung des Kaumuskels (28). Umbildung der Myotomabschnitte der Mandibularhöhle zum Rectus externus (28). Morphologisches Gesammtergebnis dieser Umbildungen (29).

b. *Torpedo ocellata* (30—48). Habitusunterschiede der beiden *Torpedo*-Arten (30). Mandibularhöhle von Anfang an lockerer gefügt (31). Größere Selbständigkeit der Seitenplattencanäle (32). Umformung ihres ventralen Abschnittes zur Y-Gestalt (34). Verlauf der beiden Y-Äste (34). Varianten dieser Y-Bildung (35). Zusammenfassung der umgestaltenden Einflüsse auf die Beschaffenheit der Mandibularhöhlenwandungen (36). Nicht-Homologie des Adductor mandibulae mit den Adductores der anderen Visceralbogen (37). Weitere Umgestaltungen der Mandibularhöhle (37). Composition des Obliquus superior (38). Partielle Auflösung der hinteren Somite der Mandibularhöhle, ihre Antheilnahme an der Bildung des Rectus externus (38). Der Auflösungsprocess umfasst im Wesentlichen die Halbcanäle, der Adductor mandibulae entsteht ausschließlich aus den ventralen Theilen der Seiten-

m. *Raja batis* (87—96). Bisheriges Unbekanntsein der Mesodermverhältnisse bei *Raja*-Embryonen (87). Unterschiede von Squaliden und *Torpedo*. Dotterhaltige Zellen (89). Andeutung von Somitbildung im Vorderkopf (89). Keine Mandibularblasenbildung, an ihrer Stelle eine schwammartige, hier und da zu Lacunen zusammentretende Zellmasse (90). Näherer Zusammenhang der Mandibular- und Prämandibularzellmassen (91). Keine Betheiligung von Mesectodermzellen an der Bildung der knorpligen Basis cranii (92). Die Kopfbeuge und die vermeintliche Mundbucht der Selachier (94). Lageveränderung des Mandibularschlauches (94). Nachträgliche Bildung einer vorderen kleinen Mandibularhöhle innerhalb des schwammigen Gewebes (95).

n. *Raja radiata* (96—101). Unvollkommene Theilung oder Verschmelzung der Occipitalsomite (96). Composition der Mandibular- und III. Kopfhöhle (97).

o. *Raja asterias* (101—105). Schwierigkeit der Conservirung. Frühzeitiges Verwischen der Somitgrenzen bis in den Occipitalbezirk hinein (101). Zerstreuung der Zellen, welche die Mandibular- und III. Kopfhöhle bilden sollen. Rectus externus (102). Obliquus superior (103). Bildung des Adductor und Spritzlochmuskels (104).

Erwägungen über die morphologischen Verhältnisse der Mandibularhöhle (106—114).

Van Wijhe's Auffassung der vorderen Kopfhöhlen als Exponenten je eines Somits wird durch die von *Torpedo* gebotenen Gebilde geschwächt (106). Sind die Verhältnisse der Squaliden oder die von *Torpedo* ursprünglicher? (107). Ungenügende Begründung der traditionellen Auffassungen. Rectus externus kein ausschließliches Produkt der sog. III. Kopfhöhle (108). Bei *Torpedo* findet sich keine einheitliche III. Kopfhöhle (109). Resultate der Vergleichung ontogenetischer Befunde des Vorderkopfmesoderms, besonders der III. Kopfhöhle. Wahrscheinlichkeit der Composition der Mandibularhöhle (110). Woher stammt die Blasengestalt der Kopfhöhlen? Die Froriep'sche Hypothese von der Excretionsfunction der Kopfhöhlen (113). Die Chiarugi'sche Blase (114).

24. Studie. **Die Prämandibularhöhle und ihre Derivate bei den Selachiern** (pag. 116—264).

a. *Acanthias vulgaris* (116—139). Wichtigkeit des Befundes bei *Acanthias*-Embryonen (116). Untersuchung der Querschnitte. Cellulares Gefüge am Vorderdarm (116). Chordaanlage (117). Dorsale Deckschicht und seitliche Darmwandung des Entoderms (118). Ursprung der Urwirbel bildenden Zellen. Chordaanlage der Prämandibularzellmasse verwischt sich (119). Beziehung der Prämandibularzellmasse zum Obliquus superior (122). Sagittalschnitte (124). Hypothese über die Bedeutung der Prämandibularzellmasse in ihren einzelnen Abschnitten (126). Vordere, abgeschnürte Theile der Prämandibularzellmasse (127). Mesectodermzellen vermischen sich mit den Derivaten derselben (128). Ursprung der Platt'schen Anterior head cavity. Weitere Entwicklung und Umlagerung derselben (129). Morphologische Bedeutung der hinteren Abschnitte der Prämandibularzellmasse (131). Differenzirung derselben (132). Untersuchung von Horizontalschnitten zum Nachweis der Urwirbelelemente innerhalb der Prämandibularzellmasse (133). Rückbildung derselben (135). Verschiebung der relativen Lagerung zwischen Platt-